TITRES

ET

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

Paul WINTREBERT

CHEF DES TRAVAUX D'ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE COMPARÉES A LA SORBONNE
LAURÉAT DE L'INSTITUT



PARIS
LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE
49, boulevard Saint-Michel (Ve)
—
1922

TITRES ET FONCTIONS

1894-1898. Interne des Hôpitaux de Paris.

1896. Chargé de diriger le Laboratoire d'Anatomie pathologique et le Bactériologie du docteur P. Bazy.

1899. Docteur en médecine.

1901. Licencié ès-sciences naturelles (1er).

1904. Préparateur d'Anatomie comparée à la Sorbonne.

1905-1920. Chargé des travaux pratiques d'Anatomie comparée.

1920. Chef des travaux d'Anatomie comparée.

1921. Docteur ès sciences naturelles.

1921. Chargé de l'enseignement technique de l'Histologie.

Etat de services pendant la guerre : Médecin aide-major de 1re classe au 23e colonial, mis hors cadres le 9 novembre 1914. Médecin bénévole, puis Médecin-chef de l'Hôpital fondé par les Directeurs du Laboratoire Arago, annexe de la Sorbonne, à Banyuls-sur-Mer.

1887. Lauréat de la Société anatomo-clinique de Lille. *(Prix Féron-Vrau.)*

1905. Lauréat de la Société d'Anthropologie de Paris. *(Prix Fauvel.)*

1906. Lauréat de la Faculté des Sciences de Paris. *(Prix Trémont.)*

1912. Membre de la Société de Biologie.

1922. Lauréat de l'Académie des Sciences. *(Prix Lallemand.)*

INTRODUCTION

I. Maîtres ; curriculum vitæ. — II. Disciplines de la Zoologie. — III. Idées directrices, matériel et méthode de recherches. — IV. Résultats principaux.

Les travaux exposés dans cette notice ont été entrepris dans l'intention d'élucider quelques-unes des manifestations les plus générales de la vie. J'ai commencé ma carrière par des études de médecine que j'ai poussées à fond, avec le souci d'exercer la profession médicale ; je les ai terminées par quatre années d'internat en chirurgie dans les Hôpitaux de Paris (1). Désirant comparer l'anatomie humaine à l'anatomie des autres Vertébrés, j'ai été conduit à m'occuper de Zoologie et de Biologie générale et c'est pour m'instruire dans ces sciences que je suis venu à la Sorbonne. Invinciblement attiré par ces études nouvelles et séduit particulièrement par les questions qui touchent les origines des êtres vivants, j'ai abandonné la médecine sans esprit de retour, pour me consacrer définitivement à l'examen des problèmes de l'hérédité et de l'évolution. J'abordai les Sciences naturelles après un long détour, l'esprit mûri par la pratique d'une discipline scientifique, ayant acquis au cours de mes occupations antérieures l'habitude des observations patientes et méthodiques et reçu l'éducation chirurgicale qui seule permet de conduire avec sûreté les expériences qui nécessitent des opérations difficiles.

Dès mes premiers pas, je fus guidé dans la Zoologie par des maîtres illustres, aujourd'hui disparus. Y. Delage proclamait la

---

(1) Je garde un souvenir reconnaissant à des maîtres regrettés, MM. les professeurs Guyon, Berger, Poirier, et suis heureux de trouver ici l'occasion de remercier mon maître, le docteur Bazy, de son enseignement si remarquable et si apprécié.

haute valeur de la Biologie générale : « *Toute recherche*, disait-il, *pour avoir un réel intérêt, doit aujourd'hui viser la solution d'une question théorique. Il ne faut plus se contenter, comme presque tous font aujourd'hui, de disséquer, couper, colorer, ce qui n'avait pas encore été disséqué, coupé, coloré ou dessiné. Il faut faire tout cela, non plus pour combler une minime lacune dans nos connaissances anatomiques ou histologiques, mais pour résoudre un problème biologique si petit qu'il soit.* » (1895).

Y. Delage exerça sur mon esprit une influence considérable ; il était enthousiaste et prêchait d'exemple. Cependant je ne reçus pas directement ses conseils et je devins l'élève assidu d'A. Giard, au laboratoire d'Evolution des Etres organisés. Naturaliste de race, éducateur incomparable sur le terrain, Giard savait mettre au service de conceptions très élevées les faits innombrables qu'il avait recueillis. Je m'imprégnai durant de longues années de son enseignement oral et pratique, concernant le transformisme, les facteurs de l'évolution, les principes de l'Embryologie. C'est sous ses auspices que furent réalisés mes premiers travaux sur l'hérédité (1903). Je travaillais alors à l'Ecole normale supérieure, dans le « Jardin de la nature », et je garde de l'accueil très bienveillant de F. Houssay et des heures passées en commun avec le professeur Ch. Pérez, alors préparateur, un souvenir ineffaçable.

Depuis cette époque, livré à mes propres forces, j'ai poursuivi, seul et jaloux de mon indépendance, une série continue d'études dont le programme fut, pour chacune d'elles, la conséquence des résultats précédemment acquis. Sans fermer les yeux sur les phénomènes d'ordre divers qui sollicitent dans la nature, à tout instant, l'attention d'un zoologiste, je n'ai pas dispersé mon effort à la poursuite de faits imprévus et curieux ; j'ai toujours visé un but précis, suivi une idée directrice, un plan tracé d'avance. L'exposé qui suit montrera les diverses conceptions qui ont dirigé mon activité. Dans l'établissement de ces conceptions, mes amis, les professeurs Nageotte et Rabaud m'ont soutenu et encouragé ; ils ont été de

tout temps les confidents très intimes et les critiques très avertis de ma pensée scientifique.

Peut-être ai-je sacrifié plus que de raison les intérêts de ma carrière universitaire au plaisir de la recherche. Je n'aurai pas lieu de le regretter si l'on pense que j'ai réalisé une œuvre originale et utile. Je suis entré en 1904 comme préparateur au Laboratoire d'Anatomie comparée et je suis resté 16 ans dans cette fonction subalterne. En mars 1908, A. GIARD me proposa d'être, près de lui, Directeur adjoint du Laboratoire maritime de Wimereux et Chef des Travaux aux Hautes-Etudes. Mais je préférai rester attaché à mes recherches d'Anatomie et de Physiologie comparées des Vertébrés. J'ai travaillé silencieusement. C'est le fruit d'un labeur persévérant que je présente aujourd'hui.

II

Les phénomènes du développement ont été l'objet principal de mes recherches. Par développement d'un animal il faut entendre non seulement les manifestations anatomiques et physiologiques de ses périodes embryonnaire et larvaire, mais encore les faits de croissance, de régénération et tous les processus qui marquent chez lui, d'une façon persistante, le pouvoir d'évoluer. Ces phénomènes peuvent être envisagés à deux points de vue que l'on oppose fréquemment, mais qui, à mon avis, ne peuvent être séparés, le point de vue morphologique et le point de vue physiologique. Il importe, pour situer mes recherches à leur place, de préciser ces points de vue et de définir, en quelques mots, les disciplines anatomiques et physiologiques de la Zoologie.

A) *La Physiologie des animaux*, telle qu'on l'enseigne actuellement dans les Facultés des Sciences et dans les Facultés de Médecine, étudie seulement les fonctions permanentes de l'adulte. Elle ne s'occupe pas de la forme qu'elle suppose

connue. Encore ne prend-elle intérêt qu'à un petit nombre d'animaux, de sorte que la physiologie comparée reste à faire.

Les physiologistes éliminent ainsi de leur domaine la plupart des questions qui touchent l'hérédité et l'évolution. Evidemment, c'est par un changement de la forme que l'on a pensé jusqu'à présent démontrer avec le plus d'évidence l'influence des facteurs du développement et de la variation et ce sont les morphologistes qui se trouvent le plus naturellement désignés pour l'apprécier. Mais à côté de l'évolution anatomique existe une *évolution fonctionnelle* que les physiologistes ne paraissent guère soucieux de déceler ; elle est pourtant intéressante à suivre, soit dans le domaine de l'ontogénie, où j'ai pu déceler quelques-unes de ses manifestations, soit dans celui de la variation phylogénique. De fait, la recherche des causes de l'évolution et de l'hérédité est actuellement entre les mains des morphologistes.

Je sais bien que les physiologistes, à la suite de Claude Bernard, ont voulu reléguer les zoologistes dans le rôle d'observateurs et de simples descripteurs, et que certains savants autorisés considèrent encore que la science des facteurs qui déterminent la forme est physiologique parce qu'elle est expérimentale. Cette thèse a maintenant cessé de prévaloir. Le morphologiste, tout comme le physiologiste, trouve à chaque instant l'occasion d'établir des relations de cause à effet et d'appliquer la méthode des déterminismes rigoureux.

La Physiologie est, avant tout, une science expérimentale ; mais elle n'est à proprement parler que descriptive quand, sans entreprendre la recherche des mécanismes, elle se borne à constater l'existence de phénomènes fonctionnels, tels que ceux qui sont relatifs à l'éthologie et au comportement général des organismes.

La Physiologie est inséparable de la Morphologie et de l'étude physico-chimique des organismes. Une substance vivante appartient toujours à un être déterminé ; elle présente donc des modes spéciaux de réagir, qu'il importe de mettre en concor-

dance avec sa structure et son chimisme particuliers. Du reste, la physiologie ne manque jamais de profiter des découvertes obtenues dans les sciences voisines, et spécialement en Anatomie et en Histologie. N'est-ce pas Claude Bernard qui fit créer pour Ranvier, au Collège de France, la chaire d'Anatomie générale ? En retour, la Physiologie découvre par ses propres moyens des fonctions nouvelles et signale aux anatomistes et aux physico-chimistes le sens des recherches à effectuer pour trouver le support matériel de ces fonctions. Ainsi c'est uniquement par l'observation physiologique et par l'expérimentation que j'ai découvert le groupement des centres nerveux de la queue à la partie postérieure du tronc chez les têtards d'Anoures. De même, les fonctionnements spéciaux de l'embryon que j'ai mis en évidence chez les Vertébrés inférieurs conduisent à entreprendre des recherches histologiques qui aboutirent à préciser l'état des organes doués d'irritabilité aneurale.

B) *La Morphologie* est actuellement dominée par l'idée d'évolution. Tous les travaux des Zoologistes visent, à des degrés divers, la connaissance des variations et de leur transmission héréditaire. Elle comprend, néanmoins, trois disciplines qui diffèrent par leur objet, c'est-à-dire le sens des recherches qu'elles suscitent, et les procédés techniques qu'elles emploient. Ce sont la Morphologie descriptive, l'Anatomie comparée et la Morphologie expérimentale. La première, statique, rassemble toutes les données morphologiques qui concernent les animaux à chaque période de leur vie. Son importance est fondamentale ; sans elle, la Zoologie n'existerait pas. Elle n'étudie pas seulement les formes extérieures des animaux et leur distribution géographique, en vue d'établir la Systématique ; elle groupe tous les faits recueillis par l'Anatomie, l'Histologie, la Cytologie, l'Embryologie.

La seconde, l'Anatomie comparée, est une science de raisonnement qui met en œuvre les documents amassés par la pre-

mière et vise à classer les animaux dans l'ordre de leur évolution. Par la synthèse et la généralisation, elle cherche à découvrir les lois de l'organisation des êtres en se basant sur leur structure : lois des corrélations (Cuvier), des connexions (E. Geoffroy Saint-Hilaire), de la « régularisation » secondaire des parties (de Lacaze-Duthiers), de la récapitulation de la phylogénie par l'ontogénie (Harvey, Serres, F. Muller, Hæckel, O. Hertwig, Vialleton), etc.; mais n'étudiant que des êtres morts, elle montre seulement comment les transformations phylogéniques ont dû *logiquement* s'accomplir et ne peut, sans le concours de l'expérimentation, être assurée de définir exactement le sens de l'évolution. Elle est la suprême ressource des Paléontologistes qui s'efforcent, d'un autre côté, de reconstituer le mieux possible, grâce aux notions de faciès, les conditions de milieu des époques disparues. Mais elle n'est pour le zoologiste qu'un des moyens les plus précieux dont il dispose pour trouver la filiation des organismes. Elle lui permet d'autant mieux de pénétrer le passé qu'il est plus averti des conditions de vie des animaux actuels et qu'il sait les soumettre plus habilement aux facteurs de variation.

La Morphologie expérimentale cherche parmi les phénomènes actuels la cause des processus vitaux. L'expression de « Morphologie expérimentale » appartient à Davenport ; elle correspond à peu près au terme de *Bio-mécanique* (Delage) et à celui de Mécanique du développement (*Entwickelungs-mechanik*) employé par les Allemands (W. Roux), terme auquel Brachet préfère la dénomination d'*Embryologie causale*. Cependant, tandis que Davenport fait rentrer dans la Morphologie expérimentale l'étude de tous les facteurs internes et externes qui déterminent le cours de l'évolution et du développement, les seconds, plus dogmatiques, établissent des catégories nombreuses et étroites. Ils éliminent de l'étude des causes de l'évolution non seulement la Physiologie, mais encore la Pathologie expérimentale, l'examen des conditions de vie des animaux, les recherches dites « aveugles » (*blinde*

Versuche) qui montrent d'une façon globale, et sans pénétrer les mécanismes, la manière dont l'œuf et l'embryon réagissent à certaines atteintes. Ils réduisent ainsi la Mécanique du développement à trois parties : 1°) la mécanique du développement individuel ; 2°) la science générale de l'hérédité ; 3°) la science des variations transmissibles (W. Roux, 1912).

Une telle sériation des sujets que traitent les Sciences naturelles facilite l'enseignement et rend service pour le classement des œuvres ; elle sera fort utile à mon exposé. Toutefois je désire faire remarquer qu'une œuvre complète résulte toujours de la combinaison de plusieurs disciplines et, d'autre part, que l'éducation d'un naturaliste comprend à la fois l'étude des formes et celle des fonctions. Bien entendu, la liberté la plus grande doit être laissée à chacun de choisir ses méthodes de travail suivant son tempérament. Le savant français, en particulier, supporte difficilement la contrainte d'une tâche imposée ; mais il sait aussi que l'usage de la liberté doit être éclairé et réfléchi.

III

Les animaux dont je me suis servi sont les Vertébrés inférieurs : Poissons et Amphibiens ; ils s'offrent à l'expérimentateur comme un matériel de choix par la simplicité relative de leur organisation, la facilité de leur récolte et de leur examen, leur résistance aux conditions défavorables et aux opérations.

Tout animal peut servir à la recherche des manifestations générales de la vie. A cet égard, les espèces rares n'offrent aucun intérêt. Il est au contraire indiqué de choisir pour cette étude *les animaux les plus communs et les mieux étudiés* ; en effet, un matériel abondant permet de varier et de recommencer à volonté les expériences, et la connaissance préalable, déjà très approfondie, des structures et des fonctions d'un animal, est indispensable à l'analyse de ses mécanismes vitaux.

J'ai donc porté mes investigations sur les animaux les plus

connus, sans négliger de contrôler les descriptions classiques. Ayant des intentions expérimentales précises, j'ai vérifié des points particuliers, suivant un plan préconçu. Cette manière de procéder est fructueuse. L'anatomie n'est pas une science morte comme beaucoup se plaisent à le dire. Un grand nombre de descriptions ont été données ; mais souvent les détails sont oiseux et la partie intéressante n'a pas été vue. C'est en étudiant les mécanismes fonctionnels qu'on découvre celle-ci. On ne trouve, comme on dit vulgairement, que ce que l'on cherche. Les anciens morphologistes considéraient les caractères anatomiques comme essentiels et stables ; ils ne se préoccupaient ni de leur origine, ni de leur évolution ; ils s'inquiétaient peu de connaître les conditions de vie des animaux qu'ils disséquaient, ni de fixer avec précision les divers états anatomiques d'un fonctionnement. En se plaçant à ces différents points de vue, en envisageant les dispositions structurales dans un esprit franchement déterministe, on ne traite plus l'anatomie comme une science isolée, on la rend solidaire des autres disciplines, on l'anime, on lui assigne comme tâche non plus d'étudier les structures en elles-mêmes, mais d'*établir leurs rapports avec les processus vitaux.*

Un coup d'œil sur la valeur comparée des faits anatomiques et des phénomènes fonctionnels dans l'étude de l'évolution peut montrer l'erreur de négliger ceux-ci et l'intérêt qu'il y aurait à pousser les recherches à la fois dans le sens anatomique et dans le sens physiologique. Jusqu'à présent dans l'étude du transformisme, ce sont, ainsi que je l'ai remarqué plus haut, les changements de la forme qui ont surtout retenu l'attention. Et. Geoffroy-Saint-Hilaire avait constaté qu'un organe présente parfois dans la série animale diverses fonctions sans perdre son identité anatomique. Gegenbaur, Dohrn ont conclu de ce fait que la fonction n'a dans l'évolution qu'un rôle secondaire puisqu'elle peut changer sans que l'organe disparaisse. Cette opinion ne paraît pas légitime. Je pense, au contraire, que la fonction est pour la variation

un critérium plus sensible que la forme, pour la raison même qu'elle est plus changeante que celle-ci, plus docile à l'influence des conditions ambiantes. Nous manquons malheureusement des renseignements les plus élémentaires sur les manifestations fonctionnelles de la plupart des animaux, parce que la majorité des Zoologistes, au lieu de commencer l'examen des animaux par l'observation du vivant, s'empressent de les fixer et de les étudier morts. On a perdu de vue que le but des études en Sciences naturelles n'est pas tant de connaître les pièces d'un mécanisme que son fonctionnement, et que l'intérêt principal réside dans la recherche des processus par lesquels les êtres se développent, se reproduisent et évoluent.

Et pourtant, les manifestations physiologiques sont, pour la recherche de l'évolution, un objet d'étude aussi précis que les caractères anatomiques ; elles sont, comme ceux-ci, susceptibles d'être analysées, mesurées, exactement définies dans l'espace et dans le temps. Souvent elles sont plus apparentes que les dispositions morphologiques qui leur servent de support et parfois même elles constituent les seuls phénomènes capables de désigner un état organique. Par exemple, certaines races de microbes et de ferments ne peuvent être distinguées que par leur virulence et leur mode d'activité. De même, les phénomènes héréditaires de parturition précoce ou prolongée, que KAMMERER (1907) a provoqués chez *Salamandra atra* et *S. maculosa*, ne reposent, malgré leur netteté, sur aucun substrat matériel connu. La conduction aneurale des sensations par l'ectoderme, chez les embryons libres d'Amphibiens (WINTREBERT, 1904), ne se traduit, dans les cellules, par aucune figuration actuellement visible. D'autre part, on sait aujourd'hui que les organes sont *polyvalents* ; il n'y a donc pas lieu d'être surpris qu'un changement de fonction ne s'accompagne d'aucune variation morphologique d'ensemble.

Ainsi, quand le substratum morphologique d'un fonctionnement est malaisé à définir, le phénomène physiologique, par contre, se montre plus accessible, plus docile aux événe-

ments, plus sensible à l'influence des conditions de vie et de milieu. Au même titre que le caractère anatomique il mérite donc d'être analysé et suivi de près dans ses modifications évolutives et d'être choisi comme point de repère dans l'étude du transformisme et de l'hérédité.

La méthode que j'ai constamment mise en œuvre consiste dans la combinaison variée de trois opérations : 1°) *L'observation de l'animal vivant ;* 2°) *l'expérimentation ;* 3°) *l'examen anatomique et histologique de l'animal fixé.*

L'examen prolongé de l'animal vivant a été le point de départ de tous mes travaux. C'est lui qui pose les problèmes à résoudre, et montre leur intérêt. Il met en évidence les caractères apparents d'une manifestation morphologique ou physiologique et suggère les premières hypothèses sur son déterminisme. La recherche des mécanismes, c'est-à-dire des voies, des structures, des réactions physico-chimiques par lesquelles le phénomène observé se réalise, est alors amorcée. Il s'agit ensuite de la mener à bien. La poursuite du résultat s'engage par l'emploi successif de toutes les techniques connues : l'inspection, pratiquée seule, ou à l'aide d'appareils enregistreurs, en milieu constant ou dans des conditions variables ; l'intervention opératoire, déterminant sur l'animal des excitations spéciales et localisées ou des modifications générales par l'introduction de substances étrangères, des apports par greffe ou des suppressions d'organes ; la dissection de l'animal frais ou fixé, coloré ou non, effectuée sous la loupe simple ou à l'aide du microscope binoculaire ; la confection des coupes microscopiques en série, qui permettent de reconstituer la topographie des organes et de faire leur examen cytologique. Après un premier cycle d'études, l'ordonnancement de toutes les données déjà recueillies précise le sens de la recherche. Un plan nouveau est édifié. Les investigations recommencent. A mesure qu'elles se succèdent, le problème change de face. La conduite à tenir dépend à chaque instant des constatations faites, des difficultés à vaincre, des horizons entrevus. Finale-

ment tous les résultats acquis sont rassemblés et confrontés : ils sont vérifiés, discutés, mis à l'épreuve. En serrant ainsi peu à peu le problème de plus près, on aboutit à une conclusion générale ferme et bien établie.

Le concours des trois opérations mène au résultat ; mais chacune d'elles a ses *indications particulières*. Seule l'observation permet de noter l'évolution d'un phénomène de bout en bout. L'étude anatomique, indique la manière d'opérer et fixe après l'opération les suites matérielles de l'intervention. L'expérimentation est décisive ; pour être rigoureuse, elle n'aborde que des points particuliers. Aussi les expériences « comparatives » doivent-elles être multipliées ; mais venant en dernier lieu, bénéficiant de tous les renseignements recueillis, elles ont le dernier mot, car mieux que l'observation, elles apportent la preuve et déterminent les causes.

IV

Telles sont les idées qui ont dirigé mon activité scientifique. Telle a été la méthode suivie.

Les résultats sont de divers ordres. Bien qu'ils aient tous été obtenus par l'association constante des disciplines anatomique et physiologique, on peut, d'après leur nature, les répartir en quatre chapitres : Morphologie descriptive, Morphologie comparée, Morphologie expérimentale, Physiologie. J'en résumerai tout d'abord l'ensemble.

A) J'ai tenté de mener à bien trois œuvres principales :

1° La structure de la voûte palatine des Salamandridæ.

Elle a été considérée dans son évolution ontogénique, sa signification phylogénique, et surtout étudiée au moment de la métamorphose. En mettant en concordance les états biologique et anatomique des animaux, j'ai dénoncé les

erreurs commises par l'étude isolée de la forme. Sur des animaux pourtant très communs et très étudiés j'ai trouvé, *grâce au perfectionnement de la technique moderne* des dispositions ignorées de mes devanciers, qui modifient les conceptions reçues sur l'origine des Urodèles. Dès 1911, les constatations faites me permettaient d'affirmer que ces Amphibiens ne pouvaient descendre des Stégocéphales, qu'ils devaient remonter directement aux Poissons en raison du type primitif de leur arc denté interne. Les travaux récents de Paléontologie (Sollas, 1920), en montrant que *Lysorophus tricarinatus*, généralement considéré comme un Reptile, était un Urodèle du Carbonifère supérieur, ont confirmé les suggestions que j'avais tirées de l'Anatomie comparée (p. 42).

2° L'indépendance de tous les phénomènes de Morphogenèse vis-à-vis du système nerveux.

Suivant l'école allemande (Roux), la vie des animaux est partagée en deux périodes : une période embryonnaire au cours de laquelle les développements des divers organes sont indépendants les uns des autres, une période subséquente de vie libre et fonctionnelle pendant laquelle le système nerveux prédomine, dirige le développement ultérieur, et conserve les parties formées. J'ai montré que tous les processus d'édification (*développement*), de remaniement (*métamorphose*) et de restauration (*régénération*) de la forme sont soustraits, *pendant toute la durée de la vie fonctionnelle*, à l'influence du système nerveux. Celui-ci n'est à aucun moment l'architecte de la forme ; il contribue seulement par son action spécifique à la conserver (p. 64).

3° La physiologie spéciale des appareils de relation chez les embryons des Vertébrés inférieurs.

Le tégument, les muscles, les centres nerveux présentent chez l'embryon des fonctionnements tout à fait différents de ceux qu'on a coutume de rencontrer chez l'adulte et qui ne

peuvent être considérés comme l'ébauche de fonctions définitives. Au premier abord ils surprennent au point de paraître invraisemblables; mais à la réflexion, leur existence s'explique; ils démontrent en effet chez l'embryon la réalité d'une *évolution physiologique parallèle à l'évolution anatomique.* Si simple que paraisse cette notion, elle n'avait pas encore été prise comme directive dans une série de recherches coordonnées.

Chez les Amphibiens, se manifeste une « *Irritabilité ectodermique aneurale* » qui, avant l'avènement de l'action nerveuse, associe entre eux les battements ciliaires des cellules vibratiles de tout le revêtement cutané, et qui, après l'entrée en scène du système nerveux, se joint à lui en entrant dans le système des arcs réflexes (p. 87 et 109).

Chez les Téléostéens, j'ai pu saisir la cause de l'*éclosion.* Elle se fait *par digestion de la coque,* grâce à la sécrétion, opérée à temps, d'une multitude de glandes monocellulaires cutanées (p. 82).

Mais c'est dans le développement des systèmes musculaire et nerveux du tronc, chez les Sélaciens ovipares, que j'ai suivi la série la plus complète des transformations physiologiques. Il existe d'abord un « *Mouvement sans nerf* » régulièrement rythmé de chacune des deux bandes musculaires latérales, qui battent indépendamment l'une de l'autre. On voit se dérouler ensuite les modifications du mouvement qui révèlent la liaison tardive du muscle déjà fonctionnel et du système nerveux développé pour son propre compte en dehors de l'appareil locomoteur. Au début, *chaque moitié de la moelle agit indépendamment de l'autre moitié* sur la bande musculaire correspondante. Puis s'établit la période d'unité nerveuse qui comprend trois phases : celle de la *substitution progressive du balancement nerveux au mouvement aneural,* celle de *l'automatisme nerveux coordonné,* celle de l'*apparition des mouvements réflexes.* Enfin, chez le fœtus, j'ai découvert une *fonction nerveuse transitoire,* caractérisée par la propagation persistante des mouve-

ments ondulants du corps, *malgré des sections multiples de la moelle* (p. 89 et 114).

B) En dehors des trois œuvres précédentes, d'autres résultats anatomiques et physiologiques méritent de retenir l'attention.

1° **En Anatomie,** j'ai redressé souvent pour des groupes entiers d'animaux des erreurs classiques, ou mis en lumière de notables exceptions aux règles admises. Ainsi, j'ai montré chez les Sélaciens : *la place exacte de l'archenteron et du blastopore* (p. 39), *la part prédominante des cellules endo-dermo-vitellines migratrices à la formation de l'embryon* (p. 40).

Chez les larves d'Anoures, j'ai découvert *la coalescence des centres nerveux de la queue à la base de cet organe, en un groupe unique*, alors qu'on les croyait métamériquement disposés (p. 105).

A la loi générale du retour primitif du sang caudal au cœur par la veine sous-intestinale chez les Vertébrés inférieurs, j'ai opposé la disposition remarquable du Cyprin doré, dont le *sang revient au cœur par les veines cardinales* et j'ai décrit, en outre, chez le même Poisson, une *circulation vitelline secondaire d'origine artérielle*, alors qu'il est admis que cette circulation est veineuse chez tous les Téléostéens (p. 22).

2° **Dans le domaine de la physiologie,** j'ai signalé chez les larves d'Anoures la curieuse *inexcitabilité du nerf latéral* à toutes les stimulations usuelles d'ordres divers, mécanique, électrique, chimique (p. 106).

3° **Dans le domaine de la Morphologie expérimentale,** j'ai montré que la cause de la régénération devait être trouvée dans la *prolifération ordonnée des éléments de soutien* (p. 72).

Rejetant pour la métamorphose les diverses théories en cours, de la faim, de l'inanition, de l'action nerveuse, de l'asphyxie, de la maturité génitale, j'ai suggéré qu'elle *devait dépendre de secrétions internes* (1907) (p. 73).

J'ai obtenu et fixé expérimentalement *un état constitu-*

tionnel nouveau par l'arrêt de la transformation de l'Axolotl à mi-chemin de la métamorphose et déterminé ainsi l'existence de « *demi-Amblystomes branchiés* » (p. 58 et 77).

J'ai établi que la plupart des têtards d'Anoures éclosent par *explosion de la coque*, sans aucune intervention des mouvements du corps (p. 83).

J'ai découvert chez les Sélaciens *la cause purement mécanique de la polarité du germe* au temps de la gastrula, montré qu'aucune région de celui-ci n'*est prédestinée* à former l'embryon et qu'on fixe à volonté la place de la cavité germinale. J'ai reconnu en outre que *le germe peut voyager à la surface du vitellus* sans que sa vie soit compromise ou son évolution modifiée (p. 71).

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE

Cette première partie est divisée en trois chapitres : Morphologie descriptive, Morphologie comparée, Morphologie expérimentale.

La distinction entre la Morphologie descriptive et la Morphologie comparée, excellente dans les traités didactiques où l'on classe des résultats, suivant un ordre déterminé n'est pas de mise dans les investigations personnelles où l'on pratique en même temps et sans effort les deux disciplines ; car c'est d'une façon tout à fait naturelle que l'on réfléchit et que l'on compare après avoir observé. La plupart des faits que j'ai consignés dans mes travaux ont été confrontés avec les résultats obtenus précédemment sur le même sujet chez d'autres animaux ; aussi est-ce seulement d'après le degré de généralité des conclusions qui s'en dégagent que je les ai répartis dans les catégories descriptive ou comparative de la Morphologie.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE DESCRIPTIVE

1° Les bourses séreuses du coude chez l'Homme.

1887. (1) *Contribution à l'étude de l'anatomie du coude.* Bull. Soc. Anatomo-clinique de Lille, 32 p., 3 fig.

Les tendons qui prennent insertion sur l'humérus, le cubitus et le radius, au voisinage de l'articulation du coude, glissent sur les plans profonds par l'intermédiaire d'espaces séreux et de bourses séreuses dont j'ai donné la description. Je signalerai particulièrement la grande bourse séreuse tricipitale, divisée en 3 parties, une médiane, deux latérales, séparée de la capsule articulaire postérieure par une couche de fibres tendineuses et située, par conséquent, à l'intérieur même du tendon. Ces caractères n'ont été décrits par Poirier que postérieurement à mon mémoire.

2° La première circulation veineuse du Cyprin doré.

1908. (37) *Sur la première circulation veineuse du Cyprin doré (Carassius auratus L.).* Acad. Sciences, t. CLXVII, p. 85.

L'étude sur le vivant de la circulation embryonnaire du Cyprin m'a révélé deux faits intéressants, qui tous deux mettent en défaut les règles admises dans le développement des premiers vaisseaux des Poissons.

A) Le sang ne revient pas de la veine caudale au cœur par une veine sous-intestinale, ainsi qu'il est classique de le décrire chez les Vertébrés inférieurs, mais par les *veines du tronc, (cp)*, c'est-à-dire la veine médiane (*Stammvene*), les veines cardinales postérieures et les canaux de Cuvier. Entre ceux-ci et l'oreillette existe, en place du sinus veineux, une *vaste lacune* dans laquelle le sang se déverse, et où l'oreillette, placée

du côté gauche, l'aspire à chaque diastole. Les deux courants curvilignes, à concavité antérieure, qui vont des canaux de Cuvier à l'oreillette se canalisent progressivement et sont finalement endigués dans un vaisseau à parois distinctes ; mais

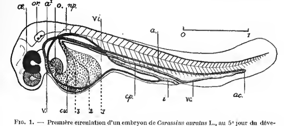


Fig. 1. — Première circulation d'un embryon de *Carassius auratus* L., au 5e jour du développement, à 16° C., sorti artificiellement de la coque. — *a*, aorte ; *a'*, premier arc aortique ; *ac*, anse caudale terminale de l'aorte ; *cp*, veine cardinale postérieure ; *cu*, courant du canal de Cuvier dont les parois propres ne sont point encore distinctes en arrière de sorte que le sang remplit une grande lacune latéro-ventrale ; *i*, intestin ; *np*, bourgeon de la nageoire pectorale ; *o*, oreillette en corne d'abondance ; *œ*, œil ; *or*, oreille ; *v*, ventricule ; *vi*, boule vitelline avec son prolongement postérieur effilé ; *vc*, veine caudale ; 1, 2, 3, limites successives, aux 3e, 4e et 5e jours, du lac sinusien dont la partie ventrale forme au-dessous de la boule vitelline une bosse sanguine, de couleur rouge orangé sur le vivant. 0—1, en *mm*.

pendant longtemps on peut faire refluer les globules sanguins jusqu'à la partie postérieure de la boule vitelline.

B) Il était admis, depuis Hochstetter (1887), que les Poissons Téléostéens présentaient, contrairement à tous les autres Vertébrés, une circulation vitelline purement veineuse. A cette loi *Carassius* fait exception. Il possède bien tout d'abord à la surface du vitellus une vaste lacune sinusienne, mais le 6e jour du développement, à 16° C., quand le petit animal est près d'éclore, on voit descendre d'une artère mésentérique, dorsale à l'intestin, des vaisseaux transversaux qui naissent successivement, d'avant en arrière, et dans lesquels les globules progressent par ondées synchrones aux pulsations aortiques ; à mi-hauteur du vitellus ces vaisseaux s'anastomosent et constituent un vaisseau longitudinal commun, une veine vitelline, qui mène le sang, en avant dans la veine

cardinale postérieure correspondante, en arrière dans la partie terminale de la veine caudale. Celle-ci est, à ce moment, dilatée en un lac sanguin qui se déverse uniquement dans la veine médiane du tronc.

48 heures après l'éclosion, d'autres vaisseaux, issus probablement de la même origine, circonscrivent transversalement l'intestin et de chaque côté versent le sang dans une veine longitudinale *sous-intestinale*, en communication sur plusieurs points de son parcours avec la veine vitelline, dans laquelle

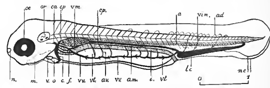


Fig. 2. — Circulation vitelline artérielle d'un embryon de *Carassius auratus* âgé de 7 jours à 16° C., juste après l'éclosion. — *a*, aorte ; *ad*, anse vasculaire dorsale sus-myotomique ; *am*, artère mésentérique ; *av*, artère vitelline ; *c*, canal de Cuvier ; *ca*, veine cardinale antérieure ; *cp*, veine cardinale postérieure ; *f*, foie ; *i*, intestin ; *lc*, lac veineux de la veine caudale ; *m*, cartilage de Meckel ; n, narine ; *nc*, double limbe caudal ; *o*, oreillette ; *œ*, œil ; *or*, oreille ; *v*, ventricule ; *vim*, veine intermétamérique de la région caudale ; *vm*, veine mésentérique ; *vt*, vitellus ; *vv*, veine vitelline. La veine sous-intestinale n'est pas encore développée. 0—1, en mm.

elle se termine à ses deux extrémités. La veine vitelline commence à présenter dans le foie quelques divisions capillaires mais elle conserve longtemps la voie de communication qui la relie directement au canal de Cuvier.

Les deux veines sous-intestinales, une fois constituées, font donc partie du système vitellin, et contiennent du sang venu de l'aorte et non de la veine caudale ; elles se déversent même dans celle-ci à leur extrémité postérieure. Plus tard elles prennent le pas sur les veines vitellines et reçoivent à leur tour le sang qu'elles contiennent.

On voit combien, chez le Cyprin doré, la disposition du système veineux primitif diffère du schéma classique. Les Cyprinidés sont considérés comme des Téléostéens archaïques ; or, leur voie primitive veineuse ne reproduit pas du tout le trajet

de la veine ventrale de l'*Amphioxus* adulte, que BALFOUR (1878) et ZIEGLER (1902) ont jugé représenté chez les Poissons par la veine caudale, la veine sous-intestinale et la veine vitelline médiane. Le sang passe, au contraire, par les veines cardinales que l'on s'accorde à considérer jusqu'à présent comme des vaisseaux phylogénétiquement moins primitifs que l'aorte et que la veine sous-intestinale. L'exception de *Carassius* remet donc en question le principe posé. Des recherches nouvelles doivent être entreprises. Ce que l'on peut affirmer, c'est que le sac vitellin du Cyprin doré est peu volumineux et qu'on ne peut invoquer l'existence d'un obstacle mécanique pour expliquer l'absence de la veine sous-intestinale aux premiers temps de la circulation.

Quant à la nature de la circulation vitelline secondaire, les faits recueillis postérieurement à mon travail par BORCEA (1910) sur *Belone acus* RISSO, et par ANTHONY (1918) sur *Gasterosteus gymnurus* CUV., montrent qu'elle est souvent artérielle chez les Téléostéens. Il y a donc lieu de penser que ces Poissons ne diffèrent pas à cet égard des autres Vertébrés.

3° Les enveloppes protectrices de l'œuf d'Amblystoma tigrinum GREEN.

1912. (54) *Les enveloppes protectrices de l'œuf et le mécanisme de l'éclosion chez l'Axolotl.* Soc. de Biologie, t. LXXII, p. 799.

Entre les capsules d'origine tubaire, externe et interne, décrites par VAN BAMBEKE (1880) existe une capsule *moyenne ou intermédiaire* dont voici les caractères : elle est tellement *transparente* qu'elle n'est visible que par artifice, après ablation par exemple des fragments des autres capsules auxquelles elle reste intimement unie, mais dont on peut la distinguer par des jeux de lumière ou des colorations appropriées. Elle est *plus élastique* et plus souple, mais moins résistante, et du reste moins épaisse, que l'externe. La déchirure de celle-ci par suite de l'augmentation progressive de liquide à l'intérieur de la coque, est le premier phénomène de l'éclosion ; les cap-

sules moyenne et interne font ensuite hernie par la brèche et se déchirent à leur tour. La capsule interne est plissée dans les premiers stades du développement et après l'éclosion, ce qui prouve qu'elle est aussi moins élastique que la capsule moyenne.

4° L'innervation des organites latéraux chez les Têtards d'Anoures.

1911. (50) *La distribution cutanée et l'innervation des organites latéraux chez la larve d'Alytes obstetricans.* Soc. de Biologie, t. LXX, p. 105, 2 fig.

Avant de tenter l'étude physiologique du système nerveux latéral, j'ai précisé par des dissections chez le Crapaud accoucheur la disposition des organites et des nerfs qui s'y rendent. Les groupes sensoriels ont été figurés ; ils sont répartis suivant des lignes courbes que j'ai représentées par un trait d'autant plus large que les cryptes sont plus étendues (fig. 1).

Les nerfs viennent de trois paires craniennes, le trijumeau, le facial, le pneumogastrique. En partant de la ligne médiane à la partie antérieure de la tête, on trouve successivement d'avant en arrière, au-devant de l'œil, 3 lignes longitudinales desservies par les 3 branches principales du trijumeau, l'ophthalmique, le maxillaire supérieur, le maxillaire inférieur. La 4e ligne, placée sous l'œil, reçoit une double innervation, du trijumeau en haut, du facial en bas, celui-ci se distribuant à la région pharyngienne ventrale qui avoisine le spiraculum. En arrière de l'œil les organites cutanés sont tous tributaires de la Xe paire ; on en distingue 3 groupes : un groupe dorsal peu important qui dépend de la branche auriculaire ; un groupe postérieur très remarquable, réparti sur deux lignes parallèles qui montent au-dessus des myotomes de la queue et se poursuivent, la série dorsale jusqu'au 20e myotome, l'autre jusqu'à l'extrémité caudale ; enfin un groupe ventral composé de plusieurs lignes descendantes et d'une ligne antéro-postérieure qui, sur le côté du tronc, va du membre antérieur au membre postérieur. La branche nerveuse qui dessert cette ligne présente un trajet curieux ; elle se place sous la peau de l'écusson

cutané pectoral et, faisant le tour du membre par en bas, sort de la cavité péribranchiale au niveau de la région axillaire.

Les nerfs des organites latéraux croisent dans leur trajet beaucoup de nerfs de sensibilité générale sans jamais s'anas-

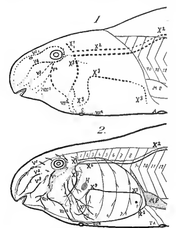


Fig. 3. — Têtard d'*Alytes obstetricans*. Distribution des organites latéraux à la surface de la peau et nerfs qui s'y rendent. — *V*, trijumeau ; *VII*, facial ; *X*, Vague (50).

tomoser avec eux, tandis que l'on voit les branches sensorielles du facial se joindre aux rameaux de même nature du trijumeau en avant, du vague en arrière.

5° Le développement des membres postérieurs chez les Anoures.

1905. (16) *Sur l'ordre d'apparition des orteils et le premier développement des membres chez les Anoures.* Soc. de Biologie, t. LIX, p. 576. — (18) *Essai de sériation en stades successifs des derniers temps de la vie larvaire chez les Anoures d'après les caractères morphologiques des membres postérieurs.* Soc. de Biologie, t. LIX, p. 690.

Le grand nombre d'expériences tentées sur les larves

d'Anoures rendait nécessaire une sériation vraiment anatomique des étapes successives de leur croissance. Les divers états des membres postérieurs constituent des points de repère précis, faciles à reconnaître à première vue.

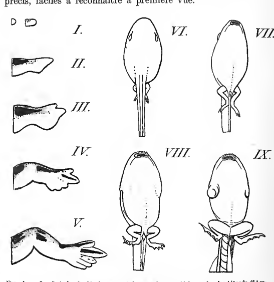


Fig. 4. — Les 9 stades du développement des membres postérieurs chez les têtards d'Amphibiens Anoures. Les membres sont en attitude de repos musculaire. — *I-V*, vue latérale du membre gauche de *Rana temporaria*, × 15 ; *VI-IX*, vues dorsale *(VI)* et ventrales *(VII, VIII, IX)* des deux membres chez *Rana Viridis*, × 1 ¼.

Stade I. — Bouton transparent blanchâtre, puis bâton cylindro-conique.

Stade II. — Allongement, aplatissement du bourgeon dont la partie moyenne se rétrécit, séparant la racine du membre de l'extrémité qui pointe au niveau du bord supérieur fibulaire.

Stade III. — Saillie proéminente du 4e orteil ; apparition du 5e orteil au-dessus, d'une large bosse, en dessous.

Stade IV. — Les trois segments, cuisse, jambe, pied, sont distincts ; sur la bosse tibiale apparaissent les ondulations des 3e, 2e, 1er orteils.

Stade V. — Allongement des orteils dont la séparation s'effectue principalement par le creusement sur place des sillons interdigitaux. Vu de dos le têtard montre de chaque côté de la racine de la queue la *pointe des genoux*. *Mouvements du membre très légers.*

Stade VI. — Vue dorsale : *a*) repos : membre ondulé, saillie très nette des genoux et écartement en dehors des orteils ; *b*) mouvements synergiques : pied en position transversale.

Stade VII. — Vue ventrale : *a*) repos : *cuisses dirigées en arrière* ; la longueur totale du pied (tarse et avant-pied, dont la direction commence à différer) est inférieure ou égale à l'intervalle qui existe entre les bords externes des orbites ; *b*) mouvement : la face dorsale des orteils ne touche pas les genoux.

Stade VIII. — Vue ventrale : *a*) repos : *cuisses en position transversale* ; les orteils de même ; *b*) mouvement : les orteils touchent les genoux.

Stade IX. — *Métamorphose. Cuisses et orteils dirigés en avant.* Saillie prononcée des coudes, puis effraction de la chambre operculaire par les membres antérieurs. Régression de la queue.

A mesure que les fibres musculaires se développent, leur tonicité devient plus forte et détermine dans le repos une attitude de flexion de plus en plus prononcée.

Cette étude aboutit à classer les étapes de la croissance larvaire ; elle montre, en outre que c'est le 4e orteil et non le 3e, comme le dit Braus (1904), qui forme la pointe du bourgeon et qui garde la prévalence sur les autres digitations; elle indique qu'il convient, en raison du grand développement des doigts externes, à la main comme au pied, d'apporter quelques réserves aux théories qui concluent à une réduction des digitations externes (Emery, 1890-1894; Perrin, 1895).

6o L'anatomie des embryons de Sélaciens appréciée par l'examen externe.

1920. (80) *Les caractères anatomiques externes des embryons de Scylliorhinus canicula* L. Gill *pendant les premiers stades du mouvement.* Congrès de Strasbourg de l'A. F. A. S., 3 fig. — (88) *La formation du cerveau et l'ordre d'apparition des neuromères encéphaliques chez Scylliorhinus canicula* L. Gill. Soc. de Biologie, t. LXXXIII, p. 1622, 9 fig. — (89) *La neuromérie du cerveau chez les Sélaciens et le problème de la métamérisation de la tête.* Soc. de Biologie, t. LXXXIV, p. 191. — 1921 (90) *La contraction rythmée aneurale des myotomes chez les embryons de Sélaciens I. Observation de Scylliorhinus*

canicula L. GILL. Thèse de doctorat ès sciences, Paris. Arch. Zool. exp. et génér., t. LX, p. 222-459, 1 pl., 39 fig. texte. — 1922 (100) *Le stade K de* BALFOUR *chez les embryons de Sélaciens. Sa division nécessaire aux points de vue anatomique et physiologique.* Soc. de Biologie, t. LXXXVII, p. 351-356, 11 fig.

L'examen *in toto* des embryons transparents des stades G, H, I, de BALFOUR, permet la reconnaissance et la mise en

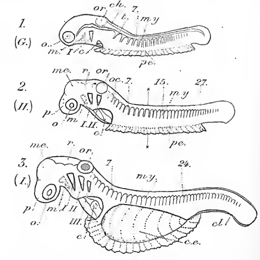


FIG. 5. — Vue latérale gauche d'embryons de *Scylliorhinus canicula* L. Gill aux différents stades G (1), H (2), I (3). — *c*, cœur ; *ce*, cœlome extra-embryonnaire ; *ch.*, chorde dorsale ; *cl*, cloaque ; m, cavité mandibulaire ; *me*, mésencéphale ; *my*, myotome ; *o*, œil ; *or*, oreille ; *p*, prosencéphale ; *pe*, pédicule ; *r*, rhombencéphale ; *t*, tube neural ; I, II, III, poches branchiales ; 7, dernier myotome occipital ; 15, 24, derniers myotomes fonctionnels aux stades H et I ; X — — X, lieu de la coupe transversale (93).

place des principaux traits découverts par le procédé des coupes microscopiques. L'étude continue d'un même embryon vivant donne souvent la clef des transformations ontogénétiques, *en indiquant comment elles s'opèrent.* Il importe, d'autre part, de repérer minutieusement la suite des changements

externes pour y faire correspondre les étapes des transformations physiologiques et fixer l'âge où elles se produisent. La technique de l'examen externe, peu usitée, m'a permis d'atteindre quelques résultats nouveaux.

A) Le blastopore, la formation du cloaque et la naissance de queue. — Au stade G existe, juste en arrière du vitellus, sous le bouton saillant qui termine le corps, un orifice que l'on peut considérer comme le reste du blastopore. Cet orifice se ferme au stade H et n'a aucun rapport avec la papille cloacale qui naît (fig. 6) à l'extrémité postérieure du corps sous l'aspect d'une légère saillie ventrale ; toute la région développée jusque-là en avant d'elle appartient au tronc et ce n'est qu'au stade I que la queue naît et s'allonge par l'adjonction de nouveaux segments en arrière du cloaque (*cl*, fig. 5).

B) La limite de la tête et la division sur place des myotomes occipitaux. — Dès la fin du stade H il est possible



Fig. 6. — Embryon du stade H de Balfour, vu par la face latérale droite et montrant les principaux traits d'organisation concernant les neuromères cérébraux, le bourgeon caudal, les myotomes métotiques, le canal neurentérique, le pronéphros, le cœur, les limites et la forme du pédicule (*Scylliorhinus canicula* L. Gill) (90).

de compter exactement du dehors les 7 somites occipitaux ; ils constituent chez *Scylliorhinus canicula* la rampe cervicale ; ainsi, la limite entre le tronc et la tête coïncide avec l'angle d'union de la partie ascendante antérieure et de la région horizontale du corps. De plus l'examen en lumière transmise des myotomes moyens de la rampe cervicale montre leur division. L'augmentation du nombre des segments occipitaux se produit donc sur place et non par un glissement en avant des myotomes

postérieurs, comme l'admet BRAUS (1899). Les modifications de la région métotique ne retentissent pas sur le tronc, ainsi que le prouve d'ailleurs la fixité remarquable du tubule pronéphrotique antérieur au niveau du 3e myotome du tronc (BURLEND, 1914). Le segment pronéphrotique antérieur est donc un point de repère aussi précieux que l'oreille pour la numération des segments qui s'incorporent à la tête.

C) LE PRONEPHROS est visible par transparence au stade H sous l'aspect d'une bande sombre *non segmentée*, au niveau des 10e, 11e et 12e myotomes post-auriculaires. Au stade I, il forme

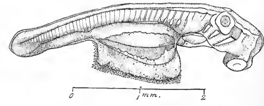


FIG. 7. — Embryon de *Scylliorhinus canicula* L. Gill., du stade I de Balfour, vu par la face latérale droite. Cœlome ouvert. Baguette du pronéphros. Début des battements du cœur (90).

une massue allongée, saillante à l'extérieur, qui s'allonge peu à peu en arrière, jusqu'au 20e segment, par suite du développement du canal pronéphrotique.

Les rapports de l'embryon avec le pédicule vitellin, les proportions relatives de ses différentes régions, l'évolution des sacs cœlomiques extra-embryonnaires, la position naturelle de l'animal vivant ont été soigneusement repérés à chaque étape du mouvement, pour permettre l'explication des attitudes physiologiques; il serait trop long d'y insister ici.

D) LA NEUROMÉRIE DU CERVEAU ET LE PROBLÈME DE LA MÉTAMÉRISATION DE LA TÊTE CHEZ LES SÉLACIENS. — Le développement de l'encéphale, suivi jour par jour sur le vivant,

mène à l'acquisition de données nouvelles sur les diverses phases de sa formation. Les neuromères ne se développent pas

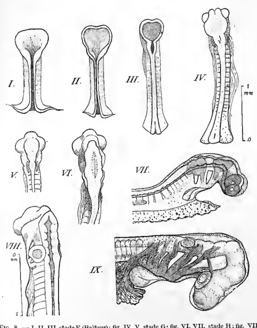


Fig. 8. — I, II, III, stade F (Balfour); fig. IV, V, stade G; fig. VI, VII, stade H; fig. VIII stade I; fig. IX, stade K à 3 premières fentes branchiales *ouvertes*; de I à VI, les figures ont été dessinées sur l'embryon vivant, vu dans la coque; de VII à IX, elles ont été dessinées d'après les embryons vivants, puis fixés et regardés soit par transparence (VII et IX), soit à la fois par transparence et à une vive lumière réfléchie (VI et VIII) (*Scylliorhinus canicula* L. Gill.) (88).

d'avant en arrière. Le schéma des 3 vésicules cérébrales, constituées en premier lieu, n'est pas exact. C'est le *neuromère du facial qui apparaît le premier, au stade G*. Or, il est le 5[e] des 6 neuromères formés au stade H et qu'on s'accorde (Neal, 1898)

à considérer comme primitifs ; les autres neuromères se développent en avant et en arrière de lui.

Les placodes acoustiques apparaissent aussi d'une manière précoce au stade G, de chaque côté de la vésicule faciale (IV, fig. 8).

Au stade I, c'est *par division et intercalation*, et non par adjonction postérieure de nouveaux segments, que le nombre des neuromères s'accroît. Le fait est bien connu pour le cerveau antérieur et pour le cerveau moyen ; mais pour le rhombencéphale, contrairement à l'opinion de NEAL, je ne constate pas qu'il se développe un vrai neuromère du vague derrière le 6e neuromère primitif (celui du glosso-pharyngien) ; par contre, je vois se produire un neuromère cérebclleux en avant du trigéminal et un neuromère acoutisque entre celui du facial et celui du glosso-pharyngien (Comp. VIII et IX à VII, fig. 8).

Dans le problème de la métamérie céphalique, les neuromères ne sont qu'un des éléments de la discussion. Les indications qu'ils donnent n'ont de valeur que si elles concordent avec les renseignements fournis par l'étude du mésoderme et des nerfs. Or, on ne peut établir, quoiqu'en dise NEAL, une correspondance rigoureuse entre les formations primitives nées de ces divers éléments. Non seulement il manque un arc viscéral et une fente branchiale vis-à-vis du 4e encéphalomère, mais celui-ci est encore totalement dépourvu de racine nerveuse dorsale. VAN WYHE le premier, puis PLATT, HOFFMANN et NEAL ont imaginé, pour rétablir la concordance, la disparition d'un arc viscéral et d'une fente branchiale. Mais, dans ce cas, l'indépendance du cerveau, vis-à-vis de formations considérées comme solidaires et qui auraient disparu sans l'affecter, est un fait difficile à interpréter. Du reste, plus tard dans le développement, une disposition semblable existe au-dessus de la 2e fente branchiale. Le neuromère acoustique qui la surplombe manque, en effet, de racine dorsale et ne correspond à aucun arc viscéral. On pourrait objecter qu'il est « secondaire », mais la 2e poche branchiale n'est-elle pas, elle aussi, « secondaire » par rapport à la première, puisqu'elle lui succède au

cours de l'ontogénie. Dirons-nous d'autre part que la région faciale est phylogénétiquement la plus ancienne parce que le neuromère facial est le premier constitué ?

En somme, la tête embryonnaire des Sélaciens montre une neuromérie manifeste ; mais, dans l'état actuel de nos connaissances, si l'on veut établir une concordance entre les divers éléments de chaque métamère, on doit recourir à des *constructions imaginaires*, dont l'utilité est au moins contestable.

E. Les 3 étapes du stade K de Balfour. — Le stade K, tel que l'a indiqué Balfour est trop long ; il comprend un

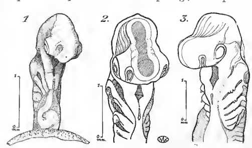


Fig. 9. — Face ventrale de la tête de 3 embryons de *Scylliorhinus canicula* L. Gill., du stade K : 1, à la fin de la phase K^1 ; 2, à la fin de la phase K^2 ; 3, au seuil du stade L (100).

trop grand nombre de transformations anatomiques et physiologiques pour marquer avec exactitude l'âge d'un embryon ; c'est pendant son cours que se manifestent les premiers effets de l'activité nerveuse sur les chaînes myotomiques aneurales. Il y a donc grand intérêt à le diviser. J'ai opéré cette division en prenant comme caractère principal des trois étapes décrites (fig. 9 et fig. 31 et 32) l'apparition d'une nouvelle poche branchiale, la 4e, la 5e, la 6e. Comme signes accessoires, j'ai signalé, à chaque phase, le nombre des poches branchiales ouvertes (fentes), l'aspect de la capsule auditive, celui des narines,

de la bouche, de l'encéphale et du 4e ventricule, le degré de flexion cranienne, la place et la forme du pédicule, du cloaque, la longueur relative de la queue, l'apparition des membres, le nombre de myotomes, etc., et j'ai donné quelques figures d'embryons qui permettent de saisir ces caractères.

Le stade K dure 11 à 12 jours à 18° C, c'est-à-dire près de 3 fois autant que la somme des périodes de mouvement qui l'ont précédé et qui constituent la fin du stade G, les stades H et I. La durée relative de chacune des étapes est à 19°,5 C : de un jour et demi pour K^1, 5 jours pour K^2, 2 jours pour K^3. L'étape K^2 est la plus longue ; elle a la même durée que le temps écoulé depuis l'exécution du premier mouvement aneural jusqu'à elle.

7° Les phases successives de la circulation embryonnaire chez les Amphibiens et les Téléostéens.

1913. (56) *Le court-circuit cardio-veineux circum-péricardique chez l'embryon d'Axolotl.* Bull. Soc. Zool. de France, t. XXXVIII, p. 65-67. — 1914 (57) *Les anastomoses entre l'aorte et les veines cardinales chez l'embryon d'Axolotl* (in : la circulation embryonnaire de l'Axolotl par F. Houssay). Arch. Zool. exp. et génér., t. LIV, p. 101-109. — (59) *Les artères hyoïdiennes antérieure et postérieure et l'artère mandibulaire de la Truite au moment de l'éclosion.* Bull. Soc. Zool. France, t. XXXIX, p. 65.

Ces notes d'anatomie embryonnaire sont le début d'une étude plus complète en préparation pour laquelle j'ai amassé pendant plusieurs années de nombreux documents. F. Houssay (1914), qui s'en est servi pour confirmer les résultats qu'il avait acquis précédemment sur la circulation embryonnaire, m'a remercié en ces termes : « Depuis plus d'un an je suis décidé à cette rectification, à la suite d'un examen fait avec mon ami Wintrebert, de très belles séries de coupes qu'il a exécutées dans des embryons d'Axolotl, coupes parfaitement fixées et colorées avec tous les raffinements de la technique actuelle. J'attendais seulement pour le faire qu'il eût publié les rapports précis qu'il avait reconnus entre la veine cardinale, les vaisseaux vitellins et l'aorte, afin de lui en laisser la priorité. Or, nous venons de

prendre connaissance d'un travail de W. von Mollendorff (1911) dans lequel une grande partie de ces rapports se trouve décrite chez *Bombinator*... » Mes découvertes, en effet, à la suite du travail de cet auteur avaient perdu de leur nouveauté ; je passai à d'autres travaux ; mais l'Axolotl présente un grand nombre de dispositions particulières que je compte plus tard mettre en valeur.

8° Distribution géographique. La présence du Discoglossus pictus Otth., dans la région de Banyuls-sur-Mer.

(40) Bull. Soc. Zool. France, t. XXXIII, p. 54.

Le Discoglosse appelé communément « grenouille peinte » est le Batracien qu'on rencontre *le plus fréquemment* aux environs de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), de Cerbère à Elne. Les 3 parures gris-roux sans tache, tachetée et rayée, sont représentées ; la première est la plus rare, la deuxième la plus fréquente. Le Discoglosse passe la saison sèche dans la terre où il se creuse un nid à 15-20 centimètres de la surface. Sa présence à Banyuls tend à fermer par le Nord l'aire de sa distribution autour de la Méditerranée ; elle est d'autant plus curieuse que cet animal n'est connu ni sur la côte est de l'Espagne, ni sur aucun point de la côte sud de la France.

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE COMPARÉE

1° Le passage à travers les ganglions spinaux, chez les Amphibiens, de racines motrices allant aux nerfs dorsaux.

1906. **(22)** *Sur la distribution partielle des racines motrices aux ganglions spinaux chez les Batraciens.* Soc. de Biol. t. LX, p. 214. — **(23)** *Sur l'anatomie topographique des ganglions spinaux et l'origine des nerfs dorsaux, chez les Batraciens.* Soc. de Biol., t. LX, p. 216. — **(25)** *Sur le passage à travers les ganglions spinaux de faisceaux provenant des racines motrices et se rendant aux nerfs dorsaux, chez les Batraciens.* Acad. des Sciences, t. CXLII, p. 348.

L'examen histologique de la région rachidienne de jeunes Batraciens Anoures et Urodèles révèle que les racines motrices donnent *normalement* des fibres aux ganglions spinaux. Les recherches ont porté sur *Rana viridis*, *Alytes obstetricans*, *Salamandra maculosa* et la larve (*Axolotl*) d'*Amblystoma tigrinum*. Le fait singulier de la distribution partielle des fibres motrices aux ganglions semble s'opposer à la conception classique du trajet que présentent généralement les racines médullaires chez les Vertébrés ; mais si l'on suit les branches motrices au milieu des cellules ganglionnaires on les voit sortir du ganglion à sa face supérieure en compagnie de fibres émanées de la racine sensitive et constituer avec elles les nerfs dorsaux. Il s'agit donc de *fibres perforantes* qui vont à leur destination périphérique *par la voie la plus courte*, en croisant à angle presque droit le chemin parcouru dans le ganglion par la racine sensitive. *Le nerf spinal proprement dit n'est que le tronc mixte des fibres ventrales.* Le faisceau perforant du ganglion se détache de la racine motrice plus ou moins près de la moelle. Il sort même directement de la moelle chez *Rana viridis* au niveau de la partie la plus latérale de sa région motrice et forme *une troisième racine*, intermédiaire aux deux autres.

Ces dispositions sont intéressantes à connaître pour le physiologiste. Déjà Lenhossek (1886) avait montré l'empiètement du ganglion sur le nerf mixte, c'est-à-dire d'après nos recherches sur la partie ventrale du nerf spinal. *Le ganglion spinal des Amphibiens est donc un territoire à la fois moteur et sensitif.*

2° La gastrula des Sélaciens.

1917. (84) *La gastrula des Sélaciens* (*Scyllium canicula* Cuv.). Acad. Sciences, t. CLXV, p. 411. — 1921 (91) *La place de la cavité gastrulaire et le mode de croissance du blastoderme chez les Poissons cartilagineux* (avec démonstration). Congrès des anatomistes Paris, p. 87-94, 4 fig.

En associant l'étude du vivant au procédé des coupes microscopiques en série, j'ai suivi toutes les phases de l'évolution gastrulaire et du développement de l'archenteron. Les conclusions auxquelles j'aboutis conduisent à abandonner l'opinion classique sur la position de l'archenteron et le mode de formation du feuillet endodermique et indiquent une manière nouvelle de comprendre la gastrula dans tous les œufs télolécithes. His (1897) avait vu sur le vivant que le disque germinal se sépare du vitellus et que la cavité germinale bâille vers l'extérieur ; mais Ruckert, sur le seul examen de coupes, avait conclu avec autorité que la séparation du disque et du vitellus résultait d'une conservation insuffisante.

La comparaison des figures ci-jointes (*I*, *II*, *III* classiques, *IV* personnelle) fait ressortir la différence des constatations.

Premier point. Sous le rebord saillant de la quille blastodermique, se trouve un recessus, sans issue dans l'opinion courante, percé d'un conduit qui mène dans la cavité germinale d'après mes coupes; ce recessus, considéré comme la cavité gastrulaire par les auteurs, n'est pour moi que le *débouché extérieur* du blastopore ; la cavité dite germinale est l'archenteron (*a*, IV, fig. 10).

Second point. L'endoblaste n'est pas formé par l'invagination de la couche externe du disque germinal (Kastschenko, 1888) mais par l'*accumulation et l'ordonnancement, à la base*

de la quille blastodermique, de cellules endodermo-vitellines émigrées du plancher vitellin. La croissance du feuillet ventral de la languette se fait de dedans en dehors, de l'intérieur à l'extérieur, et non en sens inverse.

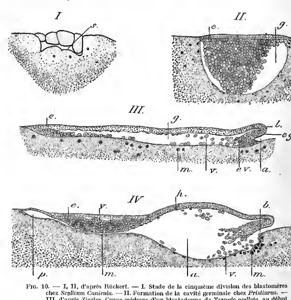


FIG. 10. — I, II, d'après Rückert. — I. Stade de la cinquième division des blastomères chez *Scyllium Canicula.* — II. Formation de la cavité germinale chez *Pristiurus.* — III, d'après Ziegler. Coupe médiane d'un blastoderme de *Torpedo ocellata*, au début de la gastzulation. — IV. Coupe médiane d'un blastoderme de *Scylliorhinus canicula* au moment de la gastrulation. — *a*, archenteron ou cavité gastrulaire ; e, épiblaste ; *eg*, entoblaste gastrulaire ; *ev*, entoblaste vitellin ; *g*, cavité germinale ; *h*, hypoblaste ; *l*, lèvre dorsale du blastopore ; *m*, mérocytes ; *p*, prolongement antérieur de la cavité germinale ou archenteron ; *s*, cavité de segmentation ; *v*, cellules endodermo-vitellines ou migratrices (91).

Troisième point. — La croissance périphérique du blastoderme s'opère surtout par une multiplication très active des mérocytes.

Mais la figure donnée n'enregistre que la fin de la gastrula-

tion et le soulèvement du bord du blastoderme au-dessus du vitellus est, comme le dit Brachet (1921), « l'équivalent de la fermeture du blastopore en fer à cheval des Amphibiens ». Toute l'évolution antérieure de la gastrula est visible sur le vivant. Dès la fin du stade morula, un large fossé sépare du vitellus le disque germinal, sur une grande partie de son pourtour ; ses bords sont unis par des tractus blanchâtres, en continuel remaniement. Ce fossé conduit dans la cavité germinale, alors largement ouverte à l'extérieur ; c'est la phase de *gastrula péridiscoïdale* ou *périblastodermique*. Plus tard à mesure que le disque germinal s'étend, le fossé se rétrécit, prend peu à peu, l'aspect d'un croissant, d'une fente. La cavité germinale, localisée dans la région postérieure du blastoderme, où se formera l'embryon, ne s'ouvre plus que par un étroit goulot : le blastopore ; c'est la phase de *gastrula embryonnaire* dont la figure 10 (IV) donne une coupe sagittale.

A la lumière de ces faits et des interprétations nouvelles qu'ils suggèrent, la conception de la phase gastrulaire chez les Vertébrés dont les œufs sont pourvus d'un vitellus volumineux doit être révisée. Les principes posés sont les suivants : 1° La cavité germinale et l'archenteron ne font qu'un ; 2° la plus grande partie des cellules qui construisent l'embryon viennent du syncytium vitellin par cytulation des mérocytes, migration, puis ordonnancement des cellules isolées ; 3° la cavité gastrulaire classique n'est qu'un recessus semi-lunaire, *extra-embryonnaire*, dont le toit, constitué par la lèvre dorsale saillante du blastopore, formera plus tard sur sa face ventrale le tube digestif, comme elle construit sur sa face dorsale le tube nerveux, par un processus de creusement en gouttière et de coalescence des bords.

On retrouve chez les Oiseaux des traces, jusqu'à présent contestées, de ce mode de gastrulation : la gouttière du croissant de Koller, la fissure primitive et la cavité sous-germinale de Duval, la fente péridiscoïdale prise généralement pour un artefact, la plaque primitive de Patterson, siège d'une proli-

fération cellulaire intense dont les éléments proviennent, à mon avis, du syncytium vitellin. La disposition chez *Hypogeophis* paraît intermédiaire entre celle des Sélaciens et celle des autres Amphibiens. Chez les Reptiles, où la complication est plus grande, on peut homologuer la plaque primitive au rempart vitellin des Sélaciens et des Oiseaux et considérer comme archenteron la partie antérieure du prolongement céphalique.

Les œufs épiboliques des Ganoïdes et des Amphibiens, sont à mi-chemin de la gastrulation embolique et de la gastrulation péridiscoïdale.

3° La voute palatine des Salamandridæ.

1908. **(39)** *Les caractères anatomiques du demi-Amblystome à branchies.* Soc. de Biologie, t. LXV, p. 549. — 1910 **(42)** *L'évolution du vomer et du ptérygo-palatin chez Amblystoma tigrinum* GREEN. Soc. de Biologie, t. LXVIII, p. 178. — **(43)** *La disparition du palatin et la transformation du vomer chez Salamandra maculosa* LAUR, Soc. de Biologie, t. LXVIII, p. 300. — **(44)** *Les variations de l'appareil voméro-ptérygo-palatin chez l'Axolotl en dehors de la métamorphose et chez l'Amblystome branchié.* Soc. de Biologie, t. LXVIII, p. 419. — **(45)** *La structure dissemblable de la base du crâne chez les Protritonidés et les Urodèles.* Soc. de Biologie, t. LXVIII, p. 1081. — **(46)** *Les changements de rapport, le fonctionnement et la constitution de l'arc voméro-pterygo-palatin chez les larves de Salamandridæ.* Soc. de Biologie, t. LXVIII, p. 617. — **(47)** *La valeur phylogénétique de l'arc ptérygo-palatin chez les larves d'Urodèles.* Soc. de Biologie, t. LXIX, p. 78. — **(48)** *L'origine des Urodèles.* Soc. de Biologie, t. LXIX, p. 173. — **(49)** *Le recul impossible du bassin chez Branchiosaurus amblystomus* CREDNER. Soc. de Biologie, t. LXIX, p. 226. — 1922 **(98)** *Les rapports entre la structure de la voûte palatine et les conditions de la vie chez les Salamandridæ.* Congrès de Gand de l'Association des Anatomistes. — **(99)** *L'évolution de l'appareil ptérygo-palatin chez les Salamandridœ* Bull. Soc. Zool. France, 14 juin. — **(102)** *La transformation du ptérygoïde osseux définitif pendant la métamorphose des Salamandridæ (Salamandra maculosa* LAUR, *Amblystoma tigrinum* GREEN). Soc. de Biologie, t. LXXXVII, 22 juillet. — **(103)** *Le mode d'édification du vomer définitif au cours de la métamorphose chez les Salamandridæ.* Acad. Sciences, t. CLXXV, p. 239. — **(104)** *Le rôle du vomer chez les Urodèles.* Congrès de Montpellier de l'A. F. A. S., 24 juillet. — **(105)** *Le ptérygoïde cartilagineux de Salamandra maculosa* LAUR. Acad. Sciencs, t. CLXXV. — **(107)** *La chronologie des processus de métamorphose à la voûte palatine des Urodèles.* Soc. Biologie, Marseille, 15 Sept. — **(108)** *La voûte palatine de Lysorophus.* Soc. Biologie, Paris, 14 Octobre. — **(109)** *La voûte palatine des Salamandridæ, avant, pendant et après la métamorphose suivant les conditions biologiques.* Bull. Biol. de la France et de la Belgique, p. 275-426, pl. 111, 53 fig. texte.

Après avoir analysé, par des dissections appropriées, faites sous le microscope binoculaire les différents états, larvaire, métabolique et définitif de l'arc denté interne des *Salamandri-*

dæ, *Salamandra maculosa* Laur., *Amblystoma tigrinum* Green *et Amblystoma punctatum* Grav., suivi son évolution sur le vivant et complété par des expériences les informations recueillies,

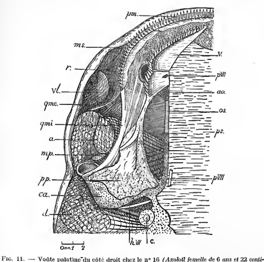


Fig. 11. — Voûte palatine du côté droit chez le n° 16 *(Axolotl femelle de 6 ans et 22 centimètres de long)* vue par la face ventrale, débarrassée de la muqueuse ; le muscle rétracteur du bulbe oculaire est enlevé. — *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure ; *ao*, cartilage antorbital à sa naissance sur le trabécule ; *c*, columelle ; d, muscle dépresseur de la mâchoire inférieure ; *h* VII, nerf hyomandibulaire ; *mp*, faisceau musculaire quadrato-ptérygoïdien ; *ms*, maxillaire supérieur ; *os*, orbito-sphénoïde ; *pm*, prémaxillaire ; *pp*, ptérygo-palatin ; *ps*, parasphénoïde ; *p* VII, nerf palatin du facial ; *qme*, *qmi*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne ; *r*, recessus labio-maxillaire ; *v*, vomer ; *vl*, débris de la valvule labio-latérale. (109).

j'ai condensé mes observations (**109**) en quelques chapitres de synthèse et de conclusion.

I. *L'arc denté interne de la voûte palatine chez les larves de Salamandridæ n'est composé que de deux os, un vomer, un ptérygo-palatin.* — La division du ptérygo-palatin en un palatin et un ptérygoïde est l'effet d'une *résorption osseuse patho-*

logique. Les auteurs classiques, Friedreich et Gegenbaur (1848), O. Hertwig (1874), Wiedersheim (1877), Parker (1877) se sont donc trompés en décrivant 3 os à l'arc denté interne des Urodèles. Il importe au plus haut point par conséquent donc qu'un Anatomiste, avant d'étudier les animaux, s'informe de leurs antécédents biologiques (fig. 11).

II. *Les Salamandridæ ne possèdent pas de palatin à l'état parfait.* — Cuvier l'avait dit (1837), mais le vomer de la *Salamandra maculosa* qu'il a figuré est dépourvu d'apophyse palatine ; d'autre part, son opinion n'a pour base que l'exament des adultes et n'est pas fondée sur les phénomènes d'ontogénie. Les embryologistes venus après lui, persuadés de la présence chez la larve d'un palatin et d'un ptérygoïde séparés, se sont ingéniés à retrouver le premier à côté du vomer chez l'adulte et lui ont assigné suivant les groupes une place différente. N'ayant pas suivi jusqu'au bout les processus de transformation, ils n'ont pas assisté à la disparition de la palette dentée antérieure du ptérygo-palatin, considérée par eux comme palatin. J'ai décrit et figuré toutes les phases de cette régression dans la métamorphose (Voir VII et fig. 12, 14).

III. *Le rôle du vomer chez les Urodèles.* — Le vomer des Salamandridæ adultes remplace le palatin dans l'architecture de la base du crâne. Ce dernier constitue chez les autres Amphibiens un arc-boutant transverse intercalé entre le parasphénoïde et l'orbitosphénoïde en dedans, le maxillaire supérieur en dehors ; il soutient donc la pointe de celui-ci dans le cas d'une compression transversale de la tête. Le vomer des Urodèles s'étend en arrière au-dessus du cartilage antorbital ; son bord postérieur échancré par la choane, qu'il encadre parfois presque complètement (*Amblystoma*), est interposé, comme le serait un palatin, entre le maxillaire et la table parasphénoïdienne médiane ; il se substitue donc au palatin

en tant que pièce osseuse de consolidation de la boîte crânienne.

La forme du vomer adulte est du reste liée à la constitution spéciale de la tête des Urodèles ; ces Amphibiens manquent de

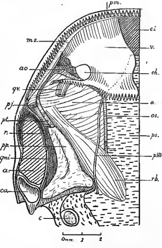


Fig. 12. — Voûte palatine du n° 29 *(Amblystoma opacum adulte de 13 centimètres de long)*, du côté droit, vue par la face ventrale; *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure ; *ao*, cartilage antorbital ; *c*, columelle ; *ca*, os carré (surface articulaire) ; *ci*, cavum internasale ; *ch*, choane ; *ms*, maxillaire supérieur ; *o*, aponévrose sous-orbitaire ; *os*, orbito-sphénoïde ; *pj*, fibres ptérygo-jugales ; *pm*, prémaxillaire ; *pp*, ptérygoïde osseux ; *pt*, ptérygoïde cartilagineux ; *ps*, parasphénoïde ; *p* VII, nerf palatin du facial ; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne ; *qv*, ligament quadrato-vomérien sectionné ; *r*, récessus cutané temporal ; *rb*, muscle rétracteur du bulbe oculaire ; *v*, vomer, d'une seule pièce : l'apophyse dentée post-choanale n'est pas le palatin (contre Wiedersheim) (109).

massifs osseux latéraux sur lesquels les maxillaires supérieurs puissent s'appuyer en arrière. Les vomers, en contact intime par le bord antérieur de leur bouclier avec les apophyses palatines des prémaxillaires et maxillaires, adossés d'autre part au biseau antérieur du parasphénoïde, soutiennent en

avant l'arc maxillaire et transmettent les pressions antérieures qu'il reçoit au massif médian du crâne. Quant aux tractions éventuelles qui tendent à arracher en avant l'arc maxillaire, les ligaments quadrato-maxillaires interne et externe s'y

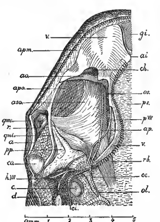


FIG. 13. — Voûte palatine (côté droit) du nº 10 *(jeune Salamandra maculosa de 70 millimètres à l'état parfait)*, après ablation de la muqueuse. — *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure ; *ai*, angle interne du vomer ; *ao*, cartilage antéorbitaire ; *apm*, apophyse palatine du maxillaire ; *apo*, anneau fibreux périorbitaire ; *aso*, aponévrose sous-orbitaire ; *ca*, cartilage carré (surface articulaire) ; *ce*, carotide externe ; *ch*, choane ; *ci*, carotide interne ; *d*, muscle dépresseur de la mâchoire inférieure ; *gi*, glande intermaxillaire ; *h* VII, nerf hyo-mandibulaire de la VIIe paire ; *ol*, occipital latéral ; *c*, operculaire ; *os*, orbitosphénoïde ; *pp*, ptérygoïde osseux ; *ps*, parasphénoïde ; *p* VII, nerf palatin de la VIIe paire ; *qme*, ligament quadrato-maxillaire externe ; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne ; *r*, récessus cutané temporal, *rb*, muscle rétracteur du bulbe oculaire ; *v*, vomer (109).

opposent avec autant d'efficacité que des massifs osseux latéraux.

Le vomer définitif prenant appui par son pourtour sur des régions compactes et résistantes protège encore la capsule cartilagineuse nasale contre le heurt des aliments.

Chez les larves, le vomer et la plaquette dentée du ptérygo-palatin retiennent les proies vivantes et résistent aux trac-

tions qu'elles exercent, grâce à l'implantation large de l'aile ptérygoïdienne sur le carré.

IV. *La non-homologie du ptérygo-palatin larvaire des Urodèles et du palatin des autres Amphibiens adultes.* — L'idée de Parker (1877) que le palatin longitudinal des larves d'Urodèles tourne pendant la métamorphose « *like a railway signal* » et devient transversal chez l'adulte, est erronnée ; le palatin est absent chez les Urodèles à l'état parfait. Mais l'opinion prévaut dans la science qu'il y a homologie entre le palatin longitudinal des Poissons et des larves d'Urodèles et le palatin transversal des autres Vertébrés ; cela tient à ce que les anatomistes ont jugé jusqu'à présent que le cartilage antorbital représentait la partie antérieure de l'arcade ptérygo-palatine des Anoures (et probablement des Stégocéphales) déviée en dehors et ramenée ainsi par cette voie à la région ethmoïdale médiane ; le palatin des Anoures, parallèle à ce cartilage et à son contact, ferait ainsi toujours partie de l'anse ptérygo-palatine primitive. Mais, ainsi qu'on le verra plus loin, le déterminisme de la déviation en dehors de l'arcade pterygoïdienne paraît être, chez les Urodèles tout au moins, l'interposition du fascia prétemporal sur le trajet du ptérygoïde vers la région ethmoïdale.

D'autre part, le cartilage antorbital est bien développé chez les Urodèles adultes dont le ptérygoïde cartilagineux est petit ou rebroussé en arrière (*Salamandra*) ; il constitue une partie essentielle du massif ethmo-nasal et n'est rattaché par les auteurs à l'arcade ptérygo-palatine déviée en dehors que pour les besoins de leur théorie.

Du reste, les deux palatins longitudinal et transversal n'ont pas en dedans les mêmes connexions; ils ne sont pas situés au même niveau vertical ; le premier est au-dessous ou au niveau du parasphénoïde ; le second, comme le cartilage antorbital, est adossé à l'orbitosphénoïde, et par conséquent placé au-dessus du premier. Leurs relations en dedans avec le paras-

phénoïde, d'une part, l'orbitosphénoïde, d'autre part, se font bien sur une même ligne verticale, mais sur des plans différents. Tous deux paraissent ainsi, à un examen superficiel, interposés entre le vomer en avant, le ptérygoïde en arrière ; mais la détermination exacte de leur situation empêche qu'on ne puisse les confondre et les appeler d'un même nom. Je propose donc pour l'os transversal le terme d'*os antorbital.*

V. *Lysorophus, du Carbonifère supérieur, ancêtre des Urodèles, possède les deux palatins et un vomer larvaire du type Axolotl.* — Le palatin longitudinal est comme chez les larves d'Urodèles et les Dipneustes, fusionné avec le ptérygoïde, en un os ptérygo-palatin dirigé en avant et en dedans vers la région ethmoïdale. De plus, un os transversal se trouve placé entre l'orbitosphénoïde et le maxillaire ; Goodrich le considère comme un transverse, Sollas (1920) comme un palatin; il a les caractères d'un os « antorbital ». Rien ne démontre mieux la nécessité d'une distinction entre les deux os confondus jusqu'ici sous le nom de « palatin ». D'autre part le vomer ressemble à celui d'un vieil Axolotl (fig. 11) ; il est au contact du parasphénoïde en dedans, mais il reste loin du maxillaire en dehors.

VI. *Les changements d'aspect de l'arc voméro-ptérygo-palatin larvaire suivant l'âge.* — Les nombreuses rangées de dents se limitent avec l'âge à une seule, longitudinale, d'abord médiane (vomer), puis reportée pour les deux plaquettes à leur bord externe (Axolotl (fig. 11). Au seuil de la métamorphose les os présentent une plage interne non dentée au bord de laquelle apparaissent pour le vomer les nouvelles dents de la période métabolique.

VII. *La régression de la palette dentée et de la tige ptérygo-palatines au début de la métamorphose.* — La lamelle interne de la palette, dépourvue de dents, est rongée la première ; les

dents tombent et l'aiguille restante du bord externe se délite à son tour ; la tige moyenne se fragmente souvent en plusieurs morceaux. La régression déjà est terminée chez *Salamandra*

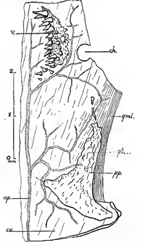


Fig. 14. — Appareil voméro-ptérygo-palatin du n° 6 (*Salamandra maculosa*), disséqué sur l'aponévrose sus-jacente et vu par la face ventrale. — *ap*, artère palatine *ca*, cartilage carré ; *ch*, choane ; *pp*, os ptérygoïde ; *pt*, ptérygoïde cartilagineux vu par transparence ; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne ; *v*, vomer (109).

quand les changements de la parure externe ne sont encore réalisés qu'à moitié (fig. 14).

VIII. *Le mode d'édification du vomer définitif.* — Il se construit par 2 processus distincts qui se succèdent dans le temps : 1° le déplacement du bord denté, contemporain du remaniement des divers organes de la base du crâne ; 2° l'ossification générale définitive qui est tardive et coïncide avec la fin de ces remaniements (fig. 14 et 15).

Le premier s'effectue par la formation successive de dents nouvelles au bord interne et postérieur de la plaquette dentée constituée par la réunion des socles anciens ; à chaque phase de son déplacement la plaquette est donc composée de tissu nouveau. *C'est le processus de foisonnement dentaire qui s'étend*, dans un sens unique, strictement déterminé, celui qui, par le

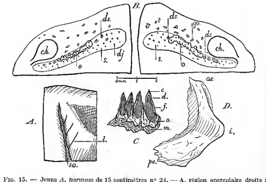


Fig. 15. — Jeune *A. tigrinum* de 15 centimètres nº 24. — A, région operculaire droite ; *l*, ligne froncée, dernière trace, sur l'opercule cutané, d'un pédicule branchial ; B, lambeaux des régions vomériennes droite et gauche, enlevés au ras des capsules nasales et sur lesquels on a marqué schématiquement la saillie muqueuse (*s*), la position de la plaquette osseuse (o), la place des dents antérieures isolées à socle oseux (*ds*) et des dents postérieures jeunes (*dj*) ; *ch*, choane ; *go*, grains osseux ; *s*, saillie muqueuse ; C. dents de la plaquette osseuse ; *d*, dentine ; e, émail ; *f*, socle fibreux ; m, membrane fibreuse ; o, base osseuse du socle ; D, ptérygoïde droit ; *ae*, angle antéro-externe ; *i*, angle interne ; *p*, angle postéro-externe (109).

plus court chemin mène le bord denté à sa place définitive. Du côté opposé de la plaquette, les dents regressent très vite de sorte que le bord denté reste toujours très étroit.

L'ossification définitive n'a lieu qu'après l'acquisition de la parure terrestre. Elle est à la fois d'origine dentaire (bord denté) et d'origine membraneuse (bouclier vomérien) tandis que le vomer larvaire est d'origine uniquement dentaire (O. Hertwig, 1874).

Il ressort de cette étude que le vomer de l'adulte parfait

est un os entièrement nouveau, et qu'aucune partie, soit de la plaquette dentée ptérygo-palatine, soit du vomer de la larve, n'entre dans sa composition.

L'apposition ordonnée, dans un territoire restreint, d'une zone d'organisation très active et d'une zone de destruction très rapide, est un phénomène exceptionnel qu'on ne rencontre ni dans les ébauches, ni dans les bourgeonnements et qu'on ne voit pas se produire habituellement dans les métamorphoses. Théoriquement, en effet, l'histolyse métabolique ne détruit que des tissus anciens, ceux qui ne peuvent faire partie de la constitution définitive ; ici, au contraire, pendant la migration du bord vomérien denté, nous assistons, après leur édification, à la dégénérescence et à la résorption des tissus nouvellement apparus.

IX. *La formation du ptérygoïde osseux définitif.* — On cons-

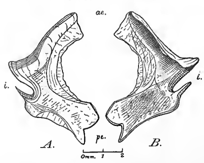


Fig. 16. — Ptérygoïde gauche isolé du n° 27 *(A. tigrinum parfait)*. — A, face ventrale ; B, face dorsale ; *ae*, angle antéro-externe ; *i*, région interne ; *pe*, angle postéro-externe.

tate dans le remaniement du ptérygoïde, après que la tige et la palette dentée ptérygo-palatines se sont résorbées, deux étapes semblables à celles que présente le vomer : l'une de *préparation* pendant laquelle l'os régresse et s'amincit, l'autre

d'*achèvement*, où l'ossification définitive est uniquement d'origine membraneuse. Dans la première, il existe, comme pour le vomer, un transport de la plaquette osseuse, mais il s'agit ici d'un *transport passif* (fig. 11, 14 et 13), dû au recul du suspenseur auquel le ptérygoïde reste attaché. Le remaniement propre de la pièce osseuse se fait tardivement après les changements externes ; l'os, auparavant triangulaire et plat, prend l'aspect d'un **U** ou d'un fer à cheval à ouverture antéro-externe, dont la branche antérieure se déplace et se rapproche de la postérieure immobile, fixée au carré. (Comparer la figure 14 avec les figures 15 D et 16).

X. *La conformation des dents vomériennes pendant la migration du bord denté.* — Les dents arrivées au maximum de leur croissance montrent, entre le cône formé de dentine et d'émail et leur base osseuse, un socle entièrement fibreux (fig. 15, C); elles présentent donc très nettement deux centres d'ossification. On ne peut dire, cependant, que la base osseuse isolée résulte d'une ossification membraneuse directe ; car l'ossification basilaire reste strictement limitée à la région même de la dent.

XI. *La disparition de l'autostylie à l'époque de la métamorphose et chez le jeune animal parfait.* — La partie distale articulaire du suspenseur recule suivant un arc de cercle dont le rayon est constitué par la tige même du cartilage carré ; ses attaches au crâne, même celle du pilier basal (contre Gaupp), subissent une fonte au moment de la transformation et le rendent mobile. Cette mobilité persiste chez la forme parfaite jeune et ne cesse plus tard que par l'adossement et la superposition des os de revêtement qui entourent le suspenseur. Il y a donc lieu de distinguer une autostylie vraie primitive (*protostylie* de Gregory et Kerr Graham) et une autostylie osseuse secondaire.

XII. *Le ptérygoïde cartilagineux de Salamandra maculosa* Laur. — La disposition de cet organe chez la Salamandre adulte infirme l'opinion, classique depuis Wiedersheim 1877), que le ptérygoïde cartilagineux des Urodèles, dégénéré par rapport à l'arcade ptérygo-palatine des Anoures, tend à reproduire le trajet de celle-ci. En effet, au lieu de se

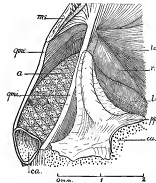


Fig. 17. — Disposition de la partie inférieure de la loge temporale droite chez le n° 10. — *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure ; *ca*, cartilage carré (surface articulaire) ; *lo*, loge orbitaire ; *lt*, loge temporale ; *m*, maxillaire supérieur ; *pp*, ptérygoïde osseux : *pt*, ptérygoïde cartilagineux ; *qme*, *qmi*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne ; *r*, partie antérieure de la loge temporale où s'invagine le recessus cutané *(Salamandra maculosa)* (109).

diriger vers le cartilage antorbital, il passe au-dessus du maxillaire, adhère à l'anneau fibreux périobitaire, puis, pointant en arrière, forme un crochet qui comprend dans sa concavité la partie antérieure de la loge temporale (fig. 17 et 18).

Le déterminisme de ce parcours peut être élucidé si l'on suit anatomiquement le développement de la tige cartilagineuse. Née beaucoup plus tard que les pièces osseuses de l'arc denté interne, elle trouve déjà constitué devant elle, le fascia prétemporal. Arrêtée devant cet obstacle, forcée de prendre un autre chemin, elle se dirige en dehors, le long de cette cloison

interorbito-temporale qui lui barre la route. Contenue dans la paroi même de la loge temporale, elle en suit le contour arrondi en avant, au moment de la métamorphose, et finit son crochet derrière l'orbite, au milieu des faisceaux de la paroi temporale externe.

Dès lors, les relations diverses que présentent les ptérygoïdes cartilagineux chez les Urodèles semblent faciles à

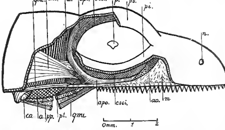


FIG. 18. — Face latérale droite de la tête du n° 10 montrant, dans le sens vertical, le trajet du ptérygoïde cartilagineux ; dans la dissection, le ligament quadrato-maxillaire interne *qmi*, le ptérygoïde osseux *pp* et le ptérygoïde cartilagineux *pt* ont été sectionnés à mi-longueur de la fosse temporale ; *a*, muscle adducteur de la mâchoire inférieure ; *ao*, cartilage antorbital ; *apo*, anneau fibreux péri-orbitaire ; *ate*, aponévrose temporale externe ; *ca*, surface articulaire du cartilage carré ; *csci*, cul-de-sac conjonctival de la paupière inférieure ; *lcsc*, limite du cul-de-sac conjonctival de la paupière supérieure ; *m*, maxillaire supérieur ; *p*, pupille ; *pi*, paupière inférieure ; *pp*, ptérygoïde osseux ; *ps*, paupière supérieure ; *pt*, ptérygoïde cartilagineux ; *qme*, *qmi*, ligaments quadrato maxillaires externe, interne *(S. maculosa)* (109).

expliquer. Leur déviation constante en dehors est le fait de leur naissance tardive et de leur rejet par le fascia prétemporal. Tous se dirigent avec celui-ci vers le maxillaire. Ceux qui atteignent sa face interne (*Amblystoma*) la suivent, et se rapprochent plus ou moins du cartilage antorbital qui plus en avant prend insertion sur elle ; ceux qui, par suite de l'extension considérable de la pointe maxillaire en arrière et du développement plus important de la loge temporale en dedans (*Salamandra*), ne peuvent joindre le maxillaire, prennent *la voie circumtemporale.*

Dans ce trajet tourmenté les régions, où le ptérygoïde carti-

lagineux a subi de la part des plans fibreux une résistance prolongée et qui ont été de ce fait le siège d'une irritation, sont marquées par l'adhérence de quelques faisceaux de sa gaine fibreuse qui prennent parfois l'allure de ligaments; ces adhérences sont d'autant plus nombreuses que la tige cartilagineuse est plus déformée.

Mais quand le ptérygoïde montre sur toute sa longueur un calibre égal, qui témoigne de sa croissance libre et régulière, on constate qu'il joue librement dans sa gaine. Ces observations confirment le bien fondé de mon interprétation.

XIII. *L'origine des Urodèles.* — Le ptérygoïde cartilagineux des Urodèles n'est pas une formation secondaire comme le pense Gaupp (1906). L'appareil ptérygo-palatin des larves d'Urodèles, avec tous ses éléments, osseux, fibreux, cartilagineux, est au contraire une formation primitive, directement apparentée à l'anse ptérygo-palatine du palato-carré des Poissons, dont il conserve les rapports et l'orientation. L'anse cartilagineuse latérale qui, chez les Anoures, réunit l'extrémité distale du carré au processus maxillaire postérieur, est, par contre, un *dérivé aberrant du palato-carré primitif* ; c'est une formation secondaire, ou, si l'on veut, *plus évoluée*, qui semble en rapport avec l'apparition précoce dans l'ontogénie de l'arc denté maxillaire. Ainsi, les larves des Stégocéphales, et spécialement des Protritons, que l'on peut considérer comme les ancêtres directs des Anoures en raison de leur architecture cranienne, ont dès leur jeune âge un arc maxillaire complet, tandis que les larves d'Urodèles possèdent, avant l'apparition du maxillaire supérieur, un arc denté interne voméro-ptérygo-palatin fonctionnel. C'est seulement au cours de la métamorphose que ce dernier perd son unité et que ses éléments remaniés s'organisent de façon à soutenir en dehors, comme chez la plupart des Vertébrés terrestres, l'arc maxillaire devenu prévalent.

A mon avis, d'après l'évolution de leur voûte palatine, les

Amphibiens ont une origine polyphylétique ; les Anoures peuvent dériver des Stégocéphales, non les Urodèles. Ceux-ci, comme les Stégocéphales, remontent directement aux Poissons, et même ils sont plus près de la souche originelle que les Stégocéphales de la leur.

Le chemin suivi par le ptérygoïde cartilagineux des Urodèles, à la fin de la vie larvaire, entre la loge temporale et la loge orbitaire, suggère la manière dont a pu s'effectuer la transformation de l'anse cartilagineuse quadrato-ptérygo-palatine (Poissons, Urodèles) en arcade cartilagineuse du type quadrato-ptérygo-maxillaire (Anoures et autres Vertébrés). Mais la conformation tout à fait spéciale du crâne des Urodèles adultes, largement développé dans sa partie médiane, faisant partiellement défaut sur ses parties latérales, ne cadre pas avec un développement puissant de l'appareil ptérygo-maxillaire ; aussi le ptérygoïde cartilagineux est-il toujours réduit chez eux à une languette mince et étroite.

Dès 1910, les données embryologiques que j'avais recueillies sur la voûte palatine des Salamandridæ m'avaient permis de conclure (**47**) « *que la forme branchiée des Protritons, en dépit de son ancienneté, représente un état moins primitif et plus spécialisé que la forme larvaire actuelle des Salamandridæ* (1) » J'ajoutais que (**48**) « les ancêtres des Urodèles, à supposer qu'ils soient distincts des Protritons, devaient vivre dans le Carbonifère et le Permien, à côté de ceux-ci. » Au moment où j'écrivais ces lignes, *Lysorophus tricarinatus* du Carbonifère supérieur de l'Amérique du Nord (Pennsylvanien) était généralement considéré comme un Reptile. Il est presque unanimement reconnu aujourd'hui comme un Urodèle. Ainsi se trouve confirmée, par les études paléontologiques récentes, une suggestion qui avait été tirée uniquement de travaux d'embryologie. La valeur de ceux-ci dans les études de filiation est d'autant plus grande qu'il est davantage à présumer que les générations successives du groupement étudié ont vécu dans des conditions semblables d'existence (**97**). La notion de cons-

tance du milieu où ont évolué les animaux domine les interprétations phylogéniques de l'ontogénie. En ce qui concerne les Amphibiens il est avéré que depuis les temps les plus reculés leurs conditions de vie n'ont guère changé ; c'est la raison pour laquelle on peut accorder quelque créance aux faits recueillis dans leur développement pour la découverte de leur filiation.

XIV. *Les rapports entre la structure de la voûte palatine et les conditions de la vie des Salamandridæ.* — Il importe au

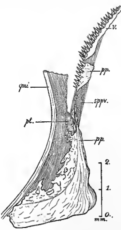


Fig. 19. — Appareil voméro-ptérygo-palatin droit du n° 20 *(Axolotl de 8 cm. 2, « réfractaire » à la métamorphose)* vu par la face ventrale ; *pp*, ptérygo-palatin ; *pt*, ptérygoïde cartilagineux ; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne ; *sppv*, substratum fibreux de l'arc ptérygo-palatino-vomérien ; *v*, vomer (109).

plus haut point que l'Anatomiste porte son attention sur les conditions de santé et de milieu dans lesquelles ont vécu les animaux avant leur fixation afin de mettre en concordance leur état biologique et leur structure. Deux faits expérimen-

taux montrent combien les observations éthologiques sont nécessaires à l'anatomiste.

1° *La division du ptérygo-palatin larvaire, par régression osseuse, chez les Axolotls en état de jeûne.* Cette division, que Friedreich et Gegenbaur (1849), O. Hertwig (1874), Wiedersheim (1877) et Parker (1877) ont considérée à tort comme normale (Voir I), n'est que le prélude, si le jeûne est prolongé, d'une résorption beaucoup plus complète qui va, chez les animaux cachectiques, jusqu'à réduire les os fragmentés à une véritable dentelle osseuse (fig. 19).

2° *L'arrêt pendant la métamorphose du bord vomérien denté en migration, au milieu de son parcours normal, par le seul effet d'une remise à l'eau des Axolotls à moitié transformés.* On obtient par ce procédé des « *demi-Amblystomes branchiés* ». (Voir p. 78 et 79, fig. 23 et 24.) Les mêmes dispositions structurales ont été réalisées chez les divers animaux qui ont été soumis au même régime expérimental. Cette concordance des résultats prouve la marche régulière et précise des phénomènes de transformation.

4° Le recul impossible du bassin chez Branchiosaurus amblystomus Credner.

Soc. Biologie, t. LXIX, p. 226.

Credner (1886) pense que le nombre des Vertèbres présacrées de *Branchiosaurus amblystomus* est moindre chez les larves que chez les animaux mûrs et, pour expliquer le fait, ne voit qu'une solution : « le recul du bassin se poursuivant, avec le développement de l'animal, vers la Vertèbre caudale la plus proche. » (p. 620).

Cette conception :

1°) *est en désaccord avec les idées biologiques actuelles* ; en effet, le recul du bassin s'effectuerait à un stade de la vie larvaire où, comme le montrent les restes fossiles, les membres postérieurs sont déjà complètement développés et doués d'activité fonctionnelle ; dès lors, il ne s'agit plus d'un simple dé-

crochement de la suspension iliaque, mais de la rupture de nombreuses insertions musculaires, de l'élongation progressive des vaisseaux, des nerfs, de la peau des membres, tous changements qui s'effectueraient à plusieurs reprises dans le développement sans période de métamorphose intercalée. On ne peut concevoir la possibilité d'un tel déplacement qu'au stade embryonnaire où se forme l'iléon, et il est difficile d'admettre la rétrogradation du bassin quand le squelette est déjà complet ; un tel recul n'a pas été constaté dans l'embryologie des Urodèles serpentiformes, tels que le Protée, l'Amphiume, etc., où il est le plus susceptible de réalisation ;

2°) *ne cadre pas avec les faits.* Les arguments rassemblés par Credner ne sont point convaincants. Si bien conservés que soient les onze squelettes figurés, ils ne donnent pas, les trois premiers en particulier, une précision suffisante dans la numération des Vertèbres. Du reste l'augmentation ne serait pas graduelle : ainsi il y a dans le nombre des Vertèbres présacrées, entre le n° 7 et le n° 8, un saut d'au moins trois vertèbres. Des différences minimes, mais réelles, se présentent dans l'architecture de la tête : le n° 8 a une tête plus large, des supratemporaux plus étendus ; de sorte que, tout en tenant compte des déformations inhérentes à la fossilisation, il est permis de se demander si les différences dans le nombre des Vertèbres ne seraient pas d'ordre spécifique. L'examen des squelettes figurés fournit un autre argument défavorable : en effet, le contraste entre les dernières côtes du tronc et la côte sacrée, sur lequel insiste Credner, ne devrait pas exister, *si les premières n'étaient que les côtes sacrées précédentes, abandonnées par le bassin migrateur.*

5° Sur les principes d'une méthode pratique de sériation embryonnaire.

1917. (62) Soc. de Biologie, p. 532.

L'insuffisance des données dont les auteurs se servent pour fixer l'âge des embryons a pour conséquence de rendre diffi-

cile la concordance entre leurs descriptions, surtout lorsqu'il s'agit d'établir une comparaison entre des espèces différentes. Pour ceux qui, comprenant l'intérêt d'une œuvre collective, voudront s'astreindre à marquer par des caractères anatomiques externes, facilement accessibles, les stades ontogéniques dont ils s'occupent, j'ai posé quelques principes de classement pratique.

Choix des caractères. — Il ne s'agit pas de diagnose spécifique, mais d'établir les progrès du développement. Seuls les caractères communs doivent donc être utilisés afin de rassembler dans la même série le plus grand nombre d'espèces possible. La sériation ne doit utiliser que des caractères extérieurs bien apparents, de nature structurale et indépendants du milieu, tels ceux des ébauches nerveuses et de la tête, susceptibles de gradation et de mesure, tels ceux des fentes branchiales dont les divers aspects peuvent être suivis sur plusieurs stades. Les stades doivent être aussi nombreux qu'il y a de caractères précis pour les différencier. La correspondance des stades avec les principaux points de la morphogenèse interne et les principales manifestations physiologiques observées sur le vivant, est le but même de la sériation.

Modes d'utilisation des caractères. — Il est impossible d'obtenir quelque précision et quelque concordance dans les estimations des savants si l'on juge un stade par plusieurs caractères, surtout si la sériation tend à grouper un grand nombre d'espèces. Le choix d'un *caractère principal* pour chaque étape, et lui donnant son nom, apparaît comme indispensable; les autres signes sont mesurés par rapport à lui. Certes on n'empêche pas ainsi les embryons de différer, mais on sait en quoi ils diffèrent et l'ambiguïté disparaît de la sériation ; les embryons sont classés par tous de la même façon.

L'application de ces principes a été faite pour le classement des embryons de Sélaciens (**90**, **100**) pendant les premières phases du mouvement (fig. 5, 7, 9, 30 et 32).

CHAPITRE III

MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE

Ce chapitre commence par la relation succincte de quelques travaux d'éthologie, d'embryologie et de pathologie expérimentales. J'aborde ensuite l'exposé de mes recherches sur les processus héréditaires (Embryologie causale, Mécanique du développement). Ces recherches m'ont permis de démontrer l'indépendance des phénomènes de morphogenèse, à quelque moment de la vie qu'ils se produisent, vis-à-vis du système nerveux; elles contribuent en outre à préciser dans divers groupes d'animaux les causes de l'ontogenèse, de la régénération, de la métamorphose et de l'éclosion.

1° Ethologie. Les conditions d'élevage d'un Sélacien loin du bord de la mer.

1920. (87) *L'embryon de Scylliorhinus canicula* L. GILL *considéré comme animal de laboratoire.* Bull. Soc. Zool. France. t. XLV, p. 331-339.

Les facilités d'étude que présente l'œuf de cet animal doivent engager les Zoologistes à le considérer comme un objet précieux de démonstration pour les élèves et comme un matériel de choix pour les chercheurs ; sa récolte est aisée, son élevage est possible, loin de la mer, dans un milieu confiné, avec très peu de soins (filtration, aération de quelques litres d'eau de mer, température entre 8° et 20° C.). L'observation de toutes les phases du développement peut être suivie sur le même embryon à travers l'enveloppe *rendue transparente.* Il se prête ainsi, *mieux que l'œuf de poule,* à toutes les investigations scientifiques.

2° Embryologie expérimentale.

A) Effets de l'émanation du radium sur la croissance des Amphibiens.

1906. (24) *De l'influence des eaux radio-actives de Plombières sur la croissance e la métamorphose des têtards de Rana Viridis.* Soc. de Biologie, t. X, p 295. — (26) *Influence d'une faible quantité d'émanation du radium sur le développement et la métamorphose des Batraciens.* Acad. Sciences, t. CXLIII, p. 1259.

A l'encontre de la plupart des auteurs, j'ai cherché, l'influence sur les êtres vivants de *doses extrêmement faibles d'émanation*, telles qu'on peut les rencontrer dans la nature, et que peuvent en contenir et en dégager les sources thermo-minérales et j'ai reconnu que ces doses avaient un *effet favorable sur le développement*, effet d'autant plus manifeste que l'animal était en période plus grande d'activité fonctionnelle. Un essai personnel m'a permis de conclure au bienfait que l'on pourait tirer de leur *utilisation en thérapeutique*. L'emploi de ces doses minimes est aujourd'hui d'un usage courant.

B) Effets de la température sur l'irritabilité musculaire aneurale des embryons de Sélaciens.

1920. (79) *L'irritabilité, par la température, des myotomes de Sélaciens, au temps de la contraction rythmée aneurale.* Congrès de Strasbourg de l'A. F. A. S. — (86) *L'influence de la température sur le fonctionnement des chaînes myotomiques aneurales des Sélaciens (Scylliorhinus canicula* L. Gill). Soc. de Biologie, t. LXXXIII, p. 1467.

Les embryons sténothermes de *Scylliorhinus* sont très sensibles à la température. Les mouvements, rares à 8° C., cessent à 4-5° ; au-dessus de 20°, ils diminuent d'amplitude et perdent leur rythme ; à 23°-25° ils s'arrêtent. Les changements brusques de température, même réduits à quelques degrés, dérèglent le mouvement et provoquent l'arythmie. La loi de Van t'Hoff ne se vérifie pas, à moins qu'on ne limite l'observation à des variations thermiques très peu étendues; entre 10° et 20° le coefficient thermique, calculé d'après le nombre relatif

des battements du corps, est de 7 à 8 ; pour 5° seulement, à une température voisine de la normale, entre 11° et 16°, la vitesse des réactions est déjà triplée.

C.) Effets de l'eau de mer sur les myotomes et le cœur des embryons de Sélaciens.

1920. (83) Soc. Biologie, t. LXXXIII, p. 1391.

Il est bien connu que, pendant la première moitié de la vie ovulaire, les embryons de Sélaciens, sortis de la coque, et placés au contact direct de l'eau de mer, meurent au bout de 6-8 heures. Mais si on les blesse, en période aneurale, on voit très vite le mouvement se ralentir et cesser; il ne reprend qu'au bout de 3-4 heures, après obturation de la plaie par un exsudat permettant probablement la reconstitution du milieu intérieur normal. En période nerveuse, l'abolition du mouvement n'existe qu'en cas d'hémorrhagie grave et n'est pas déterminée, comme en période aneurale, par la pénétration d'eau de mer dans la blessure.

Le cœur d'un embryon dont l'ectoderme a été déchiré dans l'eau de mer continue à battre, en période aneurale, alors que les myotomes s'arrêtent. Les muscles aneuraux d'un même organisme ne réagissent donc pas tous de la même façon à l'action d'une même solution saline.

3° Pathologie expérimentale.

Etude clinique et expérimentale de la luxation latéro-cubitale de l'auriculaire.

1899. (2) Thèse de Doctorat en Médecine, 43 p., 3 fig.

Voici quel est le mécanisme de la luxation. La première phalange, luxée d'abord en arrière, est rabattue de la position perpendiculaire à la position parallèle au métacarpien (amorce de chevauchement), puis conduite du dos au côté cubi-

tal du métacarpien par un double mouvement de rotation et de translation. Le ligament latéral externe cède le premier puis, de dehors en dedans, chacune des fibres longitudinales du fibro-cartilage glénoïdien fixées au rebord phalangien. Celles-ci, sollicitées en masse, peuvent résister indéfiniment (Farabeuf); mais l'effort du traumatisme porte successivement sur chacune d'elles. L'arrachement s'arrête aux fibres internes, qui forment un véritable ligament phalango-sésamoïdien. Pendant le chevauchement qui suit, le ligament glénoïdien resté en avant du métacarpien découvre la tête métacarpienne qui reste saillante dans l'espace situé entre le quatrième doigt et la phalange luxée.

L'intérêt de cette luxation expérimentale est dans la *déchirure de la sangle glénoïdienne* qui n'existe ni dans la luxation latérale externe du pouce, ni dans aucune autre luxation des doigts. Quant au fait observé il est nouveau dans la science.

4° Embryologie causale. Mécanique du développement.

A) La morphogenèse indépendante du système nerveux en période d'unité nerveuse fonctionnelle.

1° L'ontogenèse indépendante de l'action nerveuse.

1903. **(3)** *Influence du système nerveux sur l'ontogenèse des membres.* Acad. Sciences, t. CXXXVII, p. 131. — 1905. **(10)** *Sur le développement des larves d'Anoures après ablation nerveuse totale.* Soc. de Biologie, t. LVIII, p. 1023. — **(12)** *Sur le développement de la contractilité musculaire dans les myotomes encore dépourvus de liaison nerveuse réflexe.* Soc. Biologie, t. LIX, p. 60.

L'indépendance du développement ontogénétique vis-à-vis du système nerveux était dès le début de mes études, en **1903**, reconnue comme un fait acquis, mais la plupart des biologistes admettaient avec l'école allemande (W. Roux) la toute-puissance du système nerveux en période de vie fonctionnelle. Ce fut aussi l'idée qui guida mes recherches **(3)** et qui parut s'imposer quand sur les têtards d'Amphibiens vivant librement, j'aperçus dans la première ébauche du membre

postérieur les cellules encore indifférentes, entourées déjà par les fibrilles nerveuses. Les expériences faites chez l'Axolotl (*Amblystoma tigrinum*) et chez *Rana temporaria* aboutirent à un résultat opposé. Le système nerveux n'est pas l'architecte de la forme. Chez le têtard fonctionnel, les membres nés sans nerf, « au point de vue de leur forme générale, de leur longueur totale, de la proportion longitudinale de leurs divers segments et de la comparaison entre les deux côtés, ne diffèrent pas des membres normaux, sauf lésions accidentelles traumatiques » **(3)**.

Un autre problème se posait : Schaper et Goldstein affirmaient l'existence dans les myotomes d'une motilité spontanée non reliée à la présence d'un conducteur nerveux et d'un organe central. Pour vérifier le fait j'enlevai **(10)** chez de très jeunes embryons de *Rana viridis* et de *Rana temporaria*, au moment de la fermeture du tube médullaire et de la formation du bourgeon caudal, tout le système nerveux. Les larves guéries, réduites à leur moitié ventrale, privées d'yeux et de narines, de crâne et de canal rachidien, vécurent 6 à 7 jours et, à part les mouvements réguliers du cœur, *ne manifestèrent aucun mouvement.* On ne peut donc admettre chez les Amphibiens l'existence de contractions musculaires aneurales, c'est-à-dire indépendantes du système nerveux. Nous verrons plus loin (p. 89) qu'il n'en est pas de même chez les Sélaciens.

Il s'agissait de savoir ensuite si les muscles développés en dehors des nerfs, avec leur striation normale (R. G. Harrison, 1903), étaient capables de se contracter. Déjà en 1903 **(3)** j'avais noté dans les membres sans nerf des mouvements des orteils consécutifs à une excitation mécanique. J'obtins en 1905, chez des embryons d'*Amblystoma tigrinum* (Axolotl) **(12)**, la preuve d'une contractilité propre des myotomes à la piqûre, avant qu'ils ne se contractent d'une manière réflexe, ou pour préciser, *avant la liaison neuro-musculaire* ; car la voie centripète est déjà constituée.

2° La régénération sans nerf.

1903. (4) *Sur la régénération, chez les Amphibiens, des membres postérieurs et de la queue, en l'absence du système nerveux.* Acad. Sciences, t. CXXXVII, p. 761. — 1904. (7) *Sur la régénération des membres postérieurs chez l'Axolotl adulte, après ablation de la moelle lombo-sacrée.* Soc. de Biologie, t. LVI, p. 725.

Il était admis avant mes expériences, sous l'empire des théories de W. Roux, que le système nerveux joue dans la régénération un rôle prépondérant. Rubin (1903) considérait que l'absence des nerfs n'empêche pas la cicatrisation de s'effectuer, mais qu'après 8 à 10 jours elle cause le ralentissement et l'arrêt des phénomènes de restauration. Pour G. Wolff (1902) le retour du processus régénératif indique le rétablissement de l'influence nerveuse.

J'opérai des larves d'*Alytes obstetricans* et d'*Amblystoma tigrinum* ; je leur enlevai largement la moelle lombaire et sacrée, puis je sectionnai, chez les premières, les membres postérieurs et la queue, chez les secondes, les membres postérieurs. La figure 20 montre les résultats chez celles-ci. « La forme générale est conservée ; la longueur des différents segments est parfaitement proportionnée ; leur ordre d'apparition, la marche régulière de leur développement sont les mêmes qu'en présence du système nerveux et, dans ces expériences, la régénération suit la même voie que l'ontogénèse ; le pied est simplement petit, maigre, atrophié, tel qu'il serait sur un membre privé de nerfs, en période de croissance, sans que la régénération fût en cause ». La série des régénérations caudales obtenues chez les Alytes est tout aussi démonstrative.

En 1904, Goldstein dans une étude critique et expérimentale adopte les idées de Rubin et conclut que « le système nerveux central prend de plus en plus d'influence sur la régénération. » J'expérimentai (7) sur un Axolotl adulte de 3 ans, à qui j'enlevai la moelle lombo-sacrée, après avoir sectionné le membre postérieur droit. Après 118 jours voici sur la figure 21 l'aspect de la palette régénérée, comparé à celui d'une régénération normale. « Je ferai remarquer : le développement rapide de la

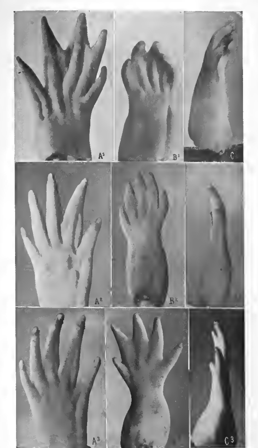


FIG. 20. — Bégénération de membres postérieurs chez des Axolotls jeunes (10 *centimètres de long)*. — 1° régénération *normale* du pied gauche, 68 *jours après l'amputation du tarse* : A^1, face plantaire du pied droit intact ; B^1, face plantaire du pied gauche amputé et régénéré ; C^1, profil du même pied gauche (1er doigt en avant). — 2° régénération du pied droit à la suite d'*extirpation de la moelle* dorso-lombaire et sacrée, 68 *jours après l'amputation du tarse* : A^2, face plantaire du pied gauche intact ; B^2, face plantaire du pied droit amputé et régénerée ; C^2, profil du même pied droit (1er doigt en avant). — 3° régénération du pied droit à la suite d'*extirpation de la moelle* dorso-lombaire et sacrée, 98 *jours après l'amputation du tarse* : A^3, face plantaire du pied gauche intact ; B^3, face plantaire du pied droit amputé et régénéré ; C^3, profil du même pied droit (1er doigt en avant) ×5,5.

forme en longueur et en largeur et sa très minime épaisseur, le maintien en longueur des proportions relatives des segments, la marche générale de la régénération qui suit la même voie que l'ontogenèse, le redressement de la déformation primitive

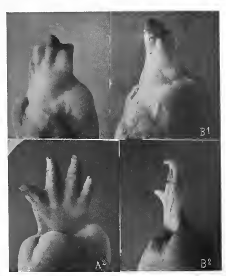


Fig. 21. — Régénération de membres postérieurs chez des Axolotls adultes (3 *ans*, 24 *centimètres de long*). — 1° régénération *normale* du pied droit, 120 *jours* après l'amputation de la partie inférieure de la jambe : A¹, face plantaire du pied droit régénéré, × 4,8 ; B¹, profil du même pied (1er doigt en avant) × 6,1. — 2° régénération du pied droit amputé à la partie inférieure de la jambe, *après extirpation de la moelle dorso-lombaire et sacrée*, 118 *jours* après l'amputation : A², face plantaire du pied droit × 6,1 ; B², profil du même pied × 6,1.

(palette enroulée en cornet), l'aspect des doigts pointus, effilés, recourbés vers la face palmaire et contrastant avec la masse charnue des digitations du témoin. » Sectionnés à nouveau, les membres de l'opéré, toujours inertes et insensibles, et ceux du témoin, poussèrent en 2 mois une nouvelle palette de 6 mm.

de long et 3 mm. de largeur, montrant 4 doigts chez l'opéré, démédullisé, et seulement 3 ondulations larges chez le témoin.

Ainsi, dans la reconstitution générale de la forme, l'opéré, loin de ne pouvoir régénérer, prend une avance manifeste qui tient à ce que les matériaux utilisés ne réédifient pas le membre aneural en épaisseur, mais seulement en longueur et en largeur. Ces matériaux sont fournis en quantité égale aux deux membres, parce que l'ablation de la moelle ne détruit aucun vaisseau qui s'y rende. Tout est là ; *la régénération est affaire de nutrition et non d'influence nerveuse.*

Une autre conclusion s'impose : « les forces héréditaires, quelle qu'en soit la nature ou l'essence, ne limitent pas leur action à la période de l'ontogenèse, mais *durent autant que la vie*, dont elles dominent les manifestations. »

3° La métamorphose en dehors du système nerveux.

1905 **(15)** *Sur la métamorphose de Salamandra maculosa* Laur *dans les régions privées du système nerveux médullaire.* Soc. de Biologie, t. LXI, p. 407 — **(17)** *Sur la régression de la queue en l'absence des centres médullaires chez Rana viridis.* Soc. de Biologie, t. LIX, p. 578. — **(19)** *Sur l'indépendance de la métamorphose vis-à-vis du système nerveux chez les Batraciens.* Acad. Sciences, t. CXLI, p. 1262. — 1906. **(21)** *La métamorphose de Salamandra maculosa* Laur *en dehors de la moelle et des ganglions spinaux. Etude histologique.* Soc. de Biologie, t. LX, p. 73. —1911. **(51)** *Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens. XX. La régression de la queue en dehors du système nerveux latéral, chez Alytes obstetricans.* Soc. de Biologie, t. LXXI, p. 3.

J. Loeb (1896), en constatant une métamorphose normale chez des larves d'*Amblystoma* dont il avait simplement sectionné la moelle cervicale, n'a pas montré l'indépendance des transformations vis-vis du système nerveux, mais seulement l'indépendance, vis-vis l'une de l'autre, de deux parties du corps soumises à l'influence nerveuse. J'ai montré, au contraire, l'indépendance de la métamorphose : (*a*) *vis-à-vis des centres médullaires et des ganglions spinaux* (**17, 19, 21**) dans la région basale de la queue chez *Salamandra maculosa* (fig. 22) ; (*b*) *vis-à-vis du système nerveux latéral*, dans la queue d'*Alytes obstetricans* (**51**). « Comme, à part Dogiel, personne n'a pu trouver de neurones sensitifs dans les ganglions du grand

sympathique, généralement considéré comme un système exclusivement moteur subordonné à la moelle (Ramon y Cajal), il n'y a pas lieu *a priori* de chercher à éliminer son influence par une intervention, dont la réalisation serait d'ailleurs difficile, et la conclusion générale qui ressort de cette

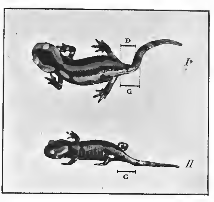


Fig. 22. — Jeune Salamandre terrestre, de 52 millimètres de long à qui, 2 mois auparavant lorsqu'elle était à l'état de larve, on a enlevé la moelle entre les 1re et 6e vertèbres caudales, ainsi que les 5 premiers ganglions spinaux de la queue, du côté droit (21). Les régions cutanées D et G soulignées par un trait sont insensibles. La métamorphose de la peau s'est effectuée dans ces régions avec les mêmes caractères que dans les territoires normaux.

étude est qu'*on ne peut assigner à aucune partie du système nerveux un rôle directeur dans les processus de métamorphose chez les Batraciens.* »

4° Expérience type montrant l'indépendance des processus morphogènes, vis-à-vis des centres nerveux médullaires.

1906. (20) *Sur l'accomplissement régulier des fonctions de nutrition, des processus d'ontogenèse, de régénération et de métamorphose chez des larves d'Alytes, en l'absence d'une grande étendue de la moelle.* Soc. de Biologie, t. LX, p. 70.

L'expérience, facile à exécuter, est fort instructive pour des élèves : Prendre des larves d'Alytes dont le membre postérieur

naît (fig. 4, *III*). Par une incision dorsale médiane enlever la moelle de la base caudale et du tronc jusqu'au-dessus du membre antérieur. Trois points de suture. Mettre les larves opérées dans de petits chariots à cadre de bois, garnis au fond d'une toile métallique, flottant sur l'eau de telle façon que les larves n'aient qu'à lever la tête pour respirer l'air atmosphérique. Les nourrir. Après guérison de la plaie, couper un membre postérieur et la queue, insensibles. Tous deux régénèrent. L'autre membre postérieur prend tout son développement. La régression de la queue paralysée, atrophiée, est très rapide au moment de la métamorphose.

B) Le déterminisme des phénomènes de développement.

1° Les facteurs de l'ontogenèse.

1922. (106) *La polarité mécanique du germe des Sélaciens* (*Scylliorhinus canicula* L. Gill) *au temps de la gastrulation.* Acad. Sciences, t. CLXXV, p. 41.

La cavité germinale ou archenteron (voir fig. 10) de *Scylliorhinus canicula* L. Gill, disposée au début de la gastrula autour de la masse centrale des cellules endodermo-vitellines, se localise bientôt sous la région la plus élevée du disque germinal parce que *la pesanteur spécifique de son contenu est inférieure à celle des autres parties du germe.*

Le blastocœle germinal affleure à la surface du blastoderme, entre le disque et le rempart vitellin; *le fossé qu'il y détermine marque à l'extérieur d'une manière constante la partie postérieure du germe, qui formera la quille blastodermique et l'embryon.*

Aucune région du pourtour blastodermique n'est prédestinée au développement de l'embryon. La conception de la localisation ultérieure de la cavité germinale à la zone des petits blastomères de la segmentation (Brachet) n'est pas confirmée par les faits. On peut, au contraire, à la fin de la morula, fixer à volonté, sur un germe horizontal, la région formatrice de l'embryon, en élevant, même légèrement, par rapport aux territoires voisins, la région choisie.

La cavité germinale une fois installée ne peut plus être déplacée à l'intérieur du germe par des changements de position de la coque. Au cours des manœuvres de renversement de l'œuf, *c'est le germe entier qui se déplace à la surface même du vitellus. Il monte en tournant la cavité germinale vers le haut.* Il voyage de 2 à 3 mm. par minute et s'arrête au bord du plateau vitellin supérieur. Cette migration s'accompagne souvent d'un étirement vertical du disque, plus dense que le contenu de la cavité germinale et même que le vitellus.

La vie du germe n'est pas compromise par une migration périvitelline passagère ; ainsi, le germe, pourvu de son syncytium mérocytique, *n'a pas de domaine vitellin propre.*

2° Les facteurs de la régénération.

1904. (8) *Sur la valeur comparée des tissus de la queue au point de vue de la régénération chez les larves d'Anoures et sur l'absence possible de cette régénération.* Acad. Sciences, t. CXXXIX, p. 432.

Trois séries de sections longitudinales sur la queue de têtards d'Alytes : (*a*) section sous-chordale ; (*b*) section sus-chordale ; c) deux sections précédentes plus ablation de la chorde et suture des lambeaux l'un à l'autre, préparent des parties de queue contenant certains tissus à l'exclusion d'autres. On ampute transversalement ces lambeaux, une fois leur cicatrisation obtenue ; voici les résultats : *a*) le lambeau inférieur, bien irrigué par l'aorte, *ne régénère pas*, tandis que *le supérieur régénère* ; *b*) le lambeau inférieur régénère rapidement, *non le supérieur* ; *c*) la juxtaposition des canaux fibreux neural et aortique *fait obstacle à la régénération de la chorde.*

Conclusions. « La régénération de la queue, chez les larves d'Anoures, dépend de la reconstitution de ses appareils de soutien. Morgan et Davis (1903) ont déjà montré que la présence de la chorde était nécessaire. Elle est plus spécialement l'axe de soutien central autour duquel peuvent s'agencer et s'organiser le mésenchyme embryonnaire et les tissus fonctionnels proprement dits, nerveux et musculaire. »

« Il semble permis de concevoir, d'après ce processus (voir : *c*) que, chez les animaux, l'absence de régénération, constatée dans un organe, peut reconnaître pour cause l'arrêt de développement de ses tissus de soutien par l'organisation fibreuse de la cicatrice. »

3° Les facteurs de la métamorphose.

1907. **(27)** *Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens Anoures. I. Influence d'un milieu chargé d'acide carbonique.* Soc. de Biologie, t. LXII, p. 1106. — **(28)** II. *Le manque de respiration pulmonaire.* Id., p. 1154. — **(29)** III. *La circulation caudale.* Id., t. LXIII, p. 57. — **(30)** IV. *Le fonctionnement variable des branchies et la théorie de l'asphyxie.* Id., p. 35. — **(31)** V. *L'ablation de la membrane operculaire et la sortie prématurée des pattes antérieures.* Id., p. 170. — **(32)** VI. *La mise des larves hors de l'eau.* Id., p. 257. — **(33)** VII. *La marche anormale des phénomènes chez les têtards mis hors de l'eau et les larves en inanition.* Id., p. 403. — **(34)** VIII. *La formation des « spiracula complémentaires ».* Id., p. 439. — **(35)** *Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens Urodèles.* IX. *L'adaptation au milieu.* Id., p. 521. — **(36)** *Essai sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens.* Congrès de Reims de l'A. F. A. S., p. 741-764. — 1908 **(38)** *Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens.* X. *Une demi-métamorphose expérimentale.* Soc. Biologie, t. LXV, p. 415. — **(41)** *Sur une forme intermédiaire entre l'Axolotl et l'Amblystome.* Congrès de Clermont-Ferrand de l'A. F. A. S., p. 562-573. — 1922. **(98)** *Les rapports entre la structure de voûte palatine et les conditions de la vie chez les Salamandridæ.* Congrès de Gand de l'Assoc. des Anatomistes, avril 1922.

I. *Vue générale.* — Les recherches entreprises pour déterminer la cause de la métamorphose chez les Amphibiens auraient dû aboutir à trouver l'influence dominante du corps thyroïde sur le déclenchement et l'évolution des processus métaboliques. Par l'élimination successive de toutes les théories en cours, théories de la faim (Barfurth, 1887), de l'inanition (Bohn, 1904), de l'influence nerveuse (W. Roux et son école), de l'asphyxie (Bataillon, 1891), de la crise de maturité génitale (Ch. Pérez, chez les Insectes, 1902), et par les conclusions générales que j'ai tirées de mes travaux, j'étais arrivé au seuil de cette découverte. Voici en effet comment, en 1907 (36), je mettais au point la question des facteurs internes :

« Les fonctions nouvelles, propres aux organes naissants, leurs sécrétions internes, paraissent à ce point de vue plus importantes à considérer que les troubles dus à la régression

des organes larvaires, dont on peut dire qu'ils sont les premiers indices de la transformation... »

« Il se peut que la comparaison minutieuse des appareils viscéraux chez l'Amblystome à peine formé, d'une part, chez l'Axolotl réfractaire, d'autre part, conduise à des différenciations intéressantes. L'étude spéciale du sang et des humeurs, chez la larve et chez l'adulte parfait, révélera peut être aussi des différences de composition qui mettront sur la voie de la vérité... L'appareil circulatoire n'est pas en lui-même un modificateur de la forme ; mais les produits émanés du fonctionnement organique, sécrétions internes des glandes, stimulines, toxines, gaz, etc., se mêlant au sang, sont charriés avec lui et sont transportés par son intermédiaire au contact des éléments cellulaires. L'influence morphogène de ces produits est bien connue. L'absence d'une sécrétion normale cause parfois dans l'équilibre morphologique des bouleversements considérables ; c'est ainsi que l'ablation du corps thyroïde détermine chez l'homme le myxœdème, le crétinisme. »

Ainsi j'étais orienté dans la bonne voie ; mais je fus sollicité par d'autres problèmes et l'action sur la métamorphose des glandes à sécrétion interne (glande thyroïde et thymus) fut découverte par GUDERNATSCH en **1912**.

II. *Théorie de l'asphyxie.* — Dans cette étude des facteurs de la métamorphose, je suis resté en complet accord avec CUÉNOT et MERCIER (1906) qui avaient entrepris, indépendamment de moi, des recherches parallèles sur les troubles respiratoires et circulatoires invoqués par BATAILLON pour appuyer sa théorie.

Tandis que CUÉNOT fait vivre des larves de *Rana temporaria* dans un milieu suroxygéné, je place des larves de cette espèce dans une atmosphère chargée d'acide carbonique (**27**). La provocation d'un état asphyxique ne détermine pas plus la métamorphose que ne l'empêche un milieu très oxygéné.

J'eus l'idée, comme CUÉNOT, de mettre des têtards dans une

cage en treillis métallique au fond de l'eau (28) et je constatai, comme lui, que le manque de respiration pulmonaire n'empêche pas la métamorphose de s'accomplir.

Cuénot, enlevant les membres postérieurs et le bassin pour empêcher la soi-disant dérivation du sang aortique vers les iliaques (Laos, 1889) et la compression locale de l'aorte entre le rectum et le pygostyle (Bataillon, 1891), voit survenir la régression dans un temps comparable à celui de l'évolution normale. Mercier n'observe de même aucun rétrécissement de l'aorte. Mais il suffit d'examiner la circulation caudale pour voir qu'elle est très active pendant la régression (29) : « L'activité de la circulation apparaît du reste comme une aide plutôt que comme un empêchement au processus de résorption. »

L'ablation de l'opercule paraît un incident de minime importance dans la vie des larves (31), ainsi que l'ont établi Cuénot et Mercier (1906).

Par le dosage des gaz respirés, Bataillon établit le fait suivant : les têtards en métamorphose, ou ceux dont la membrane operculaire vient artificiellement d'être effondrée, éliminent moins d'acide carbonique. J'ai montré qu'il n'est pas logique (30) de déduire de ce résultat qu'ils en retiennent davantage? « L'intensité des échanges respiratoires est en raison directe de la dépense organique ; or, au temps larvaire, l'animal, vif et frétillant, est toujours en quête de nourriture, tandis qu'à l'époque de la transformation, le jeûne est forcé... Le têtard demeure dans une quiétude presque complète... Un vertébré qui asphyxie a une tout autre allure... Les poumons suffisent à assurer l'hématose avec le concours de la respiration cutanée et on ne peut parler d'asphyxie quand la seule respiration branchiale est en jeu. »

La continuation de la vie *chez des larves mises hors de l'eau* (32 et 35), sans qu'il en résulte un amoindrissement de leur vitalité et sans que la métamorphose en résulte, prouve péremptoirement que la respiration pulmonaire suffit à l'hématose.

Dans ces conditions, l'absence de fonctionnement des branchies et de la queue hâte leur déchéance et détermine un véritable *bouleversement chronologique* des signes de la métamorphose (**33** et **36**); néanmoins, tant que celle-ci n'est pas déclenchée, le défaut d'usage mène bien à l'atrophie de ces organes, non à leur transformation.

III. *Théorie de la maturité génitale.* — CH. PÉREZ (1902), chez les Insectes, a fait dépendre l'apparition de l'imago de la prolifération des gonades. Bien que cette thèse n'ait pas été émise pour les Amphibiens, j'ai tenté de la mettre à l'épreuve chez des larves de *Salamandra maculosa.* J'ai pratiqué des deux côtés l'ablation des glandes génitales (**36**) : « Trois de ces larves, guéries de l'intervention, se sont métamorphosées. L'une d'entre elles n'a présenté de changement qu'un mois après l'opération ; son autopsie minutieusement faite n'a révélé aucune trace des glandes, ni aucun indice de leur régénération. »

IV. *Le mécanisme de formation des « spiracula complémentaires ».* — H. BRAUS (1906) a découvert que les « spiracula » s'établissent chez les larves d'Anoures indépendamment de toute effraction de la chambre branchiale par les pattes antérieures. J'ai vérifié le fait en extirpant avant la métamorphose les membres antérieurs avec la ceinture scapulaire chez des têtards d'Alytes, et (**34** et **36**) j'ai cherché son déterminisme. BRAUS conclut de la perforation spontanée des opercules que ces orifices sont les vestiges des trous par lesquels, à l'état larvaire, les ancêtres des Anoures passaient les bras. On ne voit pas alors pourquoi les vestiges d'amincissement localisé aux spiracula n'apparaissent pas chez la larve, avant la métamorphose. L'examen des conditions de sortie des membres montre nettement qu'il s'agit d'un mécanisme actuel.

Chez le têtard herbivore le tortillon intestinal refoule en avant et en haut la ceinture thoracique et l'empêche, pendant

la période larvaire, de participer à la formation de la paroi ventrale ; le bord postérieur de l'opercule branchial s'insère donc en réalité sur la paroi abdominale. Quand vient le jeûne du début de la métamorphose et que la régression intestinale diminue le tortillon, la ceinture thoracique vient à sa place normale en accomplissant une véritable rotation en bas et en arrière. L'insertion postérieure de l'opercule se détache alors de l'abdomen non par le fait d'une traction mécanique, bien que celle-ci existe et favorise la déchirure, mais, ainsi que l'a vu Braus, par suite d'une véritable atrophie de la paroi. Dans l'orifice formé, vient se placer la peau thoracique, sous la forme d'un écusson triangulaire et saillant, qui coapte ses bords aux bords correspondants du spiraculum. *L'atrophie spontanée de l'attache operculaire abdominale tient donc à la superposition de deux revêtements cutanés dont l'un, le profond, remplace l'autre, le superficiel.* Le stade des spiracula n'est donc que l'une des phases d'un mécanisme actuel et il n'est pas légitime d'imaginer à son propos un ancêtre qui passerait les bras par un trou de la peau !

V. *Une demi-métamorphose expérimentale.* — A. Dugès (1897) avait observé au Mexique un jeune Amblystome qui, avec tous les caractères de l'adulte, possédait des branchies. Après plusieurs essais infructueux, je suis parvenu à reproduire expérimentalement et à volonté une forme semblable (38, 39 et 41). Je provoque une métamorphose lente, à basse température (8 à 16° C, l'hiver), chez des Axolotls issus d'une longue lignée de larves progénétiques, c'est-à-dire difficiles à transformer, en les soumettant au procédé d'assèchement graduel de Marie von Chauvin (1885). Quand ils ont acquis la parure terrestre et que les branchies sont réduites à des moignons dépigmentés et grisâtres, je remets les jeunes Amblystomes à l'eau. L'effet du retour au milieu aquatique est remarquable ; l'eau fixe les caractères acquis et empêche, d'autre part, l'éclosion de modifications métaboliques nouvelles. Elle ne

suscite pas la réapparition d'organes tels que les limbes, les palmures interdigitales, qui semblent avoir avec elle une relation directe d'utilité ; mais elle détermine une amplification nouvelle des branchies dont la régression n'était pas terminée. L'animal a du reste une préférence marquée pour l'eau qu'il ne quitte pas. Il se nourrit abondamment et, comme l'Axolotl, acquiert la maturité génitale dans l'état de demi-Amblys-

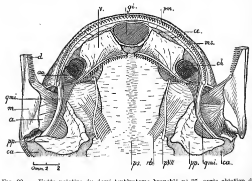


Fig. 23. — Voûte palatine du demi-Amblystome branchié n° 25, après ablation de la muqueuse. — *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure ; *ca*, cartilage carré ; *ch*, choane ; *d*, dentaire ; *gi*, glande intermaxillaire ; m, cartilage de Meckel ; *ms*, maxillaire supérieure ; *pm*, prémaxillaire ; *pp*, ptérygoïde osseux ; *ps*, parasphénoïde ; *p* VII, nerf palatin de la VIIe paire ; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne ; *rb*, rétracteur du bulbe ; *v*, vomer (109).

tome, à mi-chemin de la métamorphose complète (voir p. 58). J'ai obtenu maintes fois par le même procédé, depuis 1908, des *demi-Amblystomes branchiés*.

On peut voir (figures 23 et 24) les positions différentes du bord vomérien denté chez la larve, le jeune Amblystome en métamorphose, le demi-Amblystome et l'Amblystome parfait.

Au point de vue de la Biologie générale, la stabilisation d'une phase donnée de la métamorphose montre que celle-ci ne peut être considérée comme une suite inéluctable de modifications nécessaires, qui s'enchaînent fatalement les unes aux autres,

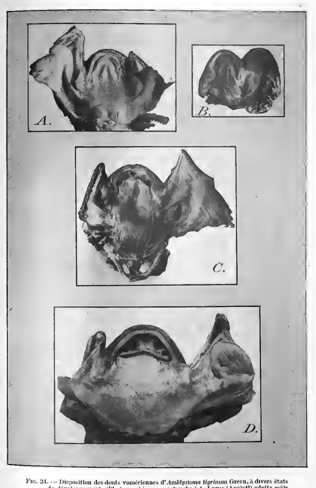


FIG. 24. — Disposition des dents vomériennes d'*Amblystoma tigrinum* Green, à divers états de développement. (Photographies sans retouche.) A. Larve (Axolotl) adulte mâle de 17 c., × 1 ¼. — B. Jeune Amblystome de 11 c. à la fin de la métamorphose externe, × 1 ¼ — C. Demi-Amblystome branchié de 17c., × 1 ½. — D. Amblystome parfait de 19 c. × 2 (109).

mais doit être comprise, au contraire, comme une série d'étapes dont chacune représente un état constitutionnel viable, ayant son équilibre propre et ses corrélations définies.

Il est aujourd'hui suggéré qu'une glande à sécrétion interne peut franchir une série croissante de seuils (notion de seuil différentiel de Pézard, 1922). Chacun de ces seuils correspondrait à la mise en circulation d'une certaine quantité d'hormones, et serait capable de transformer certains organes, ou seulement certaines régions d'un même tissu, à l'exclusion d'autres qui exigeraient pour se modifier une dose de sécrétion plus forte. Les faits de masculinisation progressive de femelles d'oiseaux sont expliqués de cette façon par la seule intervention des hormones. Dans quelle mesure les faits de « demi-Amblystomisation » s'accordent-ils avec cette conception ? Doit-on penser que seule la sécrétion thyroïdienne détermine la métamorphose. Je ne le crois pas ?

La succession très lente des phénomènes métaboliques, provoqués par l'assèchement de l'Axolotl à basse température, est favorable à une étude des seuils. On constate ainsi que dans le cas des Amblystomes, comme dans celui des transformations naturelles de la plupart des larves d'Urodèles (*Salamandra, Triton*), les modifications de la peau précèdent de loin la régression des branchies, ainsi que les transformations profondes du squelette, et même que dans le revêtement cutané les changements intimes de la peau (pigmentation, organes d'excrétion) sont antérieurs à la perte des palmures interdigitales et des limbes.

Mais, d'autre part, il est non moins certain que les conditions de milieu ont une grande influence sur l'époque des changements. Ainsi le transport des larves d'Anoures hors de l'eau, dans une atmosphère humide (**32**, **33**, **36**), provoque un véritable bouleversement chronologique des processus : une régression caudale anticipée, une transformation précoce de l'appareil digestif, un retard dans l'ouverture des spiracula. Le seuil différentiel d'une glande à sécrétion interne

n'est donc pas seul en jeu dans les manifestations réalisées.

Dans le cas des demi-Amblystomes, l'incitation à la métamorphose par l'asséchement, l'arrêt brusque des processus métaboliques par la remise à l'eau, sont des faits qui prouvent l'influence des facteurs externes. La question se pose donc, en admettant l'intervention d'hormones thyroïdiennes, de savoir par quel mécanisme l'assèchement ou le retour à l'eau peuvent agir pour provoquer ou tarir la sécrétion glandulaire, augmenter ou faire cesser son effet.

4° Les facteurs de l'éclosion.

1912. **(53)** *Le mécanisme de l'éclosion chez la Truite arc-en-ciel.* Soc. de Biologie, t. LXXII p. 724. — **(55)** *Le déterminisme de l'éclosion chez le Cyprin doré* (*Carassius auratus* L.). Soc. de Biologie, t. LXXIII, p. 70. — **(5[4])** *Les enveloppes protectrices de l'œuf et le mécanisme de l'éclosion chez l'Axolotl.* (*Amblystoma tigrinum* Green). Soc. de Biologie, t. LXXII, p. 799.

Un même mécanisme d'éclosion caractérise parfois toute une classe d'animaux (Oiseaux) ; mais il importe de remarquer qu'il dépend moins de la constitution des embryons qui éclosent, que de la structure même de l'œuf, de la disposition des membranes d'enveloppe, du mode de ponte, en un mot de la similitude des conditions éthologiques.

Mais un même mode d'éclosion peut encore être répandu dans le règne animal chez des êtres dont l'organisation est très différente, simplement parce qu'il constitue l'un des processus essentiels de réaction par lesquels les cellules du revêtement cutané répondent aux excitations du monde extérieur ; telle est *l'éclosion par digestion des membranes d'enveloppe sous l'action d'une sécrétion ectodermique.* J'ai montré que ce mode existait chez les Poissons Téléostéens. Mais avant moi (1900) Graham Kerr l'avait signalé chez un Dipneuste : *Lepidosiren*, et Bles (1905), rapporte à une glande frontale spéciale, la formation du ferment qui permet à un Amphibien, *Xenopus*, la sortie de l'œuf. La dissolution du gluten à l'intérieur des œufs de Sélaciens paraît aussi résulter d'une digestion. Les ferments digestifs émanés de l'ectoderme

semblent donc jouer un rôle important dans l'éclosion de beaucoup d'animaux.

J'ai constaté d'autre part, chez les Amphibiens de nos pays, tant Urodèles qu'Anoures, un mode d'éclore tout à fait spécial ; il consiste en *l'explosion de la coque* dilatée au maximum par l'augmentation progressive du liquide péri-embryonnaire. L'animal est projeté dans la gangue externe et s'en dégage facilement par quelques mouvements du corps.

L'étude préalable des membranes d'enveloppe m'a permis d'en préciser le nombre et la disposition et de montrer le rôle joué par chacune d'elles dans l'éclatement. (Voir p. 25).

Quand on voit une larve de Poisson ou d'Amphibien se débarrasser des membranes qui l'entourent en exécutant des contractions vigoureuses, on est tenté de rapporter aux mouvements du corps tout l'effet obtenu et si, par surcroît, on constate sur la coque un orifice de sortie déchiqueté, en lambeaux, on a tendance à penser que la rupture est causée par l'effort mécanique de l'animal. Il n'en est rien. Les mouvements ne jouent qu'un rôle accessoire dans l'éclosion ainsi que le prouve la libération de larves endormies et paralysées par un anesthésique.

I. *Eclosion des Téléostéens par digestion de la coque* (**53**, **55**). — J'ai étudié l'éclosion chez la Truite arc-en-ciel et chez le Cyprin doré. La coque n'est formée chez la première que par la *zona radiata* ; il s'y ajoute chez le second une enveloppe externe adhésive. *La pression intérieure de l'œuf est égale à celle du milieu extérieur* ; la *zona* est en effet traversée de canaux radiants et l'enveloppe adhésive du Cyprin présente un ensemble de canalicules et de cavités, faisant suite aux pores externes des canaux, qui établit une communication difficile mais directe des liquides entre le milieu ambiant et la chambre péri-embryonnaire. Le volume des œufs reste constant.

La présence de la sécrétion est indiquée avant l'éclosion par l'amincissement de la coque et la production d'orifices, parfois

multiples (Truite), situés en dehors des points d'appui de l'embryon.

L'éclosion des larves immobilisées par le chlorétone est plus tardive que celle des larves normales, mais elle se produit toujours ; elle résulte d'un travail lent et progressif d'amincissement, de délitement, de fissuration de la coque, surtout apparent dans la région déclive de l'œuf. L'enveloppe, bientôt réduite à l'état d'une membrane transparente (Truite) et sans consistance, *se rompt sous la seule tension de l'animal courbé.*

On observe une véritable *épidémie d'éclosion* quand un grand nombre d'œufs sont réunis dans un milieu restreint, et l'on constate une *digestion des coques vides in vitro* dans le liquide échappé des œufs.

L'étude histologique montre dans le revêtement cutané de très nombreuses glandes unicellulaires superficielles, saillantes, gonflées de sécrétion.

II. *Eclosion des Amphibiens par explosion de la coque* (**54**). — Chez la plupart des Amphibiens Urodèles et Anoures de nos pays la sortie de l'œuf résulte d'un même mécanisme que j'ai décrit chez l'Axolotl (**54**).

La coque des Amphibiens n'est pas, comme celle des Poissons Téléostéens, traversée de canaux poreux qui établissent un équilibre de pression entre la chambre ovulaire et le dehors ; les enveloppes sont continues (voir p. 25) et c'est à travers elles que se produisent les échanges entre l'eau ambiante et le milieu confiné où vit l'embryon. A mesure que celui-ci se développe, la coque se distend, se gonfle par l'augmentation progressive du liquide intérieur. Quelle est la cause qui détermine cet appel d'eau ? Je ne le sais pas exactement. L'examen ne révèle aucune hypertonicité du liquide péri-embryonnaire Si celle-ci se produit, elle est donc immédiatement compensée par l'introduction d'une nouvelle quantité d'eau. Ce qui est certain c'est que le liquide intérieur, sous pression, distend la coque malgré sa résistance élastique.

La capsule externe, imbibée d'eau et gonflée, se déchire la première (Axolotl), permettant la hernie et l'éclatement des capsules moyenne et interne. La larve, même *immobilisée par le chlorétone*, est projetée avec une partie du liquide ovulaire dans la couche mucilagineuse externe. Les mouvements interviennent seulement pour dégager l'animal du mucilage.

Chez les Anoures on voit parfois très nettement (*Hyla arborea*) l'explosion précoce du chorion à l'intérieur de l'œuf. Cette éclosion en 2 temps est bien connue, mais le mécanisme de rupture du chorion n'avait pas été davantage élucidé que celui de la sortie complète de l'œuf ; il dépend pourtant de la même cause.

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE

Mes études ont porté sur les embryons et les larves des Vertébrés inférieurs. Les faits sont complexes. Pour les exposer avec clarté je tracerai d'abord, dans une vue d'ensemble, l'histoire des manifestations d'irritabilité que j'ai découvertes chez ces animaux dans le développement des domaines ectodermique, musculaire et nerveux. Je rendrai compte ensuite, dans une analyse sommaire, des résultats particuliers de mes recherches.

CHAPITRE IV

VUE D'ENSEMBLE DES RÉSULTATS

1° Physiologie de la larve.

J'ai montré dès 1904 (**5** et **6**) la différence qui existe entre les Urodèles et les Anoures dans la localisation des centres nerveux de la queue. Tandis que les premiers ont des centres métamériques, les seconds, dont l'appendice caudal est transitoire, ont leurs centres médullaires caudaux rassemblés en un groupe unique à la partie postérieure du tronc. L'ablation de ce centre unique paralyse toute la queue et la rend insensible. J'ai profité de cette disposition pour étudier physiologiquement le nerf latéral dans sa partie caudale, sans être embarrassé par les réactions de la sensibilité générale (**52**).

2° Physiologie de l'embryon.

I. Idée directrice. — Mais l'œuvre à laquelle j'ai consacré la plus grande partie de mes efforts depuis dix-huit ans a été la démonstration, chez l'embryon, d'une *évolution physiologique*, parallèle à l'évolution anatomique.

La découverte imprévue chez les Amphibiens (1904) d'une « Irritabilité spéciale du revêtement cutané », qui permet à la peau de recevoir et de conduire sans nerf une excitation, m'a fait soupçonner l'existence d'une physiologie de la période embryonnaire, tout à fait différente de la physiologie connue des adultes. L'idée qui, dès lors, dirigea mes travaux fut qu'à la série des transformations anatomiques devait correspondre une suite d'étapes physiologiques passagères, possédant chacune des caractères propres en rapport avec le degré de différenciation des tissus et les conditions du développement.

II. Tests choisis : mouvement musculaire, transport ciliaire. La difficulté des recherches physiologiques chez l'embryon tient surtout à la petitesse des animaux. Il s'agit de trouver dans leur comportement un signe assez apparent pour déceler avec netteté les manifestations de l'appareil étudié, montrer les modalités de son fonctionnement et en mesurer les variations. Les phénomènes de transport ciliaire, les mouvements du corps, les battements du cœur, sont les premiers signes apparus ; ils restent longtemps les plus visibles ; ils sont un précieux témoignage de l'état général de l'embryon, en même temps que l'indice particulier des fonctionnements de l'ectoderme, des muscles et des centres nerveux. J'ai donc mis tous mes soins à les étudier. J'ai cherché particulièrement à analyser dans le détail les mouvements musculaires du corps suivant la série progressive de leurs perfectionnements (**58**, **61**) et à saisir leurs rapports avec le volume et la forme de l'œuf (**60**). J'ai tenté d'établir, grâce à leurs modifications successives, aussi constantes et aussi bien définies que les transformations anatomiques, une *sériation physiologique des embryons* (**91**, **90**, **96**). Celle-ci offre l'avantage de suivre avec aisance sur le vivant les progrès du développement, à un moment de l'organogenèse où justement les points de repère anatomiques sont indécis.

La différence entre les contractions toniques des Téléostéens et des Amphibiens, d'une part, et, d'autre part, les contractions cloniques et rythmiques des Sélaciens, celles-ci « déterminant un balancement harmonieux tellement précoce qu'il précède les battements du cœur » (**58**), apparaît dès les premières constatations. L'observation attentive des déplacements du corps, combinée avec des interventions expérimentales variées et des études anatomiques précises, m'a permis de déceler dans leur mécanisme la part qui revient aux muscles et celle qui appartient aux nerfs.

III. Développement de l'Irritabilité chez les Amphi-

BIENS. — Chez les Ampbibiens, les premiers mouvements sont dominés par l'action nerveuse (**77**). Tous les myotomes qui se contractent au moment d'une courbure tonique sont en liaison avec la moelle et plus le développement avance, plus nombreux sont les myotomes qui participent à la flexion. L'établissement de la sensibilité suit d'abord une marche parallèle à celle de la motilité, puis brusquement tout le corps devient excitable (**76**). Cette extension brusque du domaine sensible est le fait de « *l'Irritabilité ectodermique aneurale* » dont j'ai parlé plus haut. Toute l'étude de cette « Irritabilité » primitive est de nature expérimentale. Le test qui prouve sa présence est constitué par les mouvements réflexes de la partie antérieure du tronc. L'expérience type est celle-ci : on pratique l'ablation de la moelle, de la chorde dorsale et d'une partie du tube digestif, dans les trois quarts postérieurs du tronc ; aussitôt après, on pique le bout de la queue : la tête répond. Il existe ainsi dans la région antérieure du tronc une liaison neuro-ectodermique qui permet le passage des excitations du domaine cutané aneural dans le système nerveux ; et celui-ci transmet à son tour les excitations à la moelle, d'où elles sont réfléchies sur les muscles intacts laissés derrière la tête.

Cependant cette réaction neuro-musculaire, qui témoigne de l'irritabilité aneurale de l'ectoderme, apparaît tard dans le développement ; elle ne s'observe, chez *Rana temporaria* par exemple, qu'au stade où le corps se fléchit en V. D'autre part, dès qu'elle se produit, on constate que la conduction ectodermique s'étend déjà à toute la surface du tégument. On est donc amené à concevoir qu'elle existe avant qu'elle ne puisse être décelée par un réflexe nerveux et que le retard de sa manifestation par les muscles tient peut-être à ce que la jonction dans l'ectoderme des conductions aneurale et nerveuse est lente à s'établir.

Le bien-fondé de cette conception a été démontré par l'emploi d'un test plus précoce, le *cheminement de l'embryon par*

les battements ciliaires (93.) L'irritabilité aneurale du tégument est non seulement antérieure à la contraction musculaire, mais encore elle précéderait le transport ciliaire de l'animal; car on reconnaît sa présence aussitôt que l'embryon est capable de se déplacer par le battement des cils vibratiles.

L'irritabilité aneurale persiste dans l'ectoderme pendant le développement des nerfs périphériques, de sorte qu'on observe dans le tégument un *chevauchement des deux fonctions d'irritabilité et de sensibilité.* Plus tard, la propriété de conduire les excitations sans nerf disparaît brusquement. Après son départ, la queue des Urodèles est tout entière nerveusement sensible, tandis que chez certains Anoures (*Discoglossus pictus Rana temporaria*), l'extrémité caudale, précédemment excitable, *redevient insensible.* La différence entre les deux groupes dépend de l'allongement plus ou moins rapide de la queue, qui entraîne une distribution plus ou moins complète des nerfs périphériques aux derniers territoires caudaux.

J'ai poursuivi l'étude des fonctions nerveuses, chez les Urodèles et chez les Anoures, après la disparition de l'« Irritabilité aneurale ». J'ai signalé comment s'établit la distribution périphérique des nerfs sensitifs et moteurs dans la queue des premiers, et jusqu'où s'étend la moelle caudale des seconds (**13**, **14**).

IV. Développement de l'Irritabilité chez les Sélaciens — Les *Sélaciens* présentent dans le fonctionnement primitif de leur système locomoteur des phénomènes différents de ceux des Amphibiens. Ils ne possèdent pas d'« Irritabilité ectodermique aneurale » (**76**) ; mais en raison de l'activité très précoce de leur appareil musculaire et de l'avènement tardif de la liaison neuro-musculaire, les premières manifestations des deux fonctions musculaire et nerveuse sont séparées et peuvent être étudiées isolément. De plus, comme les muscles du corps gardent leur fonctionnement autonome au moment de l'emprise nerveuse, on assiste à toutes les modi-

fications qu'entraîne dans le mouvement la substitution progressive de l'action nerveuse à la contraction musculaire aneurale.

Aucune confusion ne peut exister dans la part qui revient aux nerfs et aux muscles dans le mouvement. Les modalités de la *contraction musculaire autonome* sont distinctes (**90**) ; en effet, en milieu constant, le rythme de cette dernière est à ce point régulier que toute altération qui en trouble la régularité doit être comptée comme d'origine nerveuse. De son côté *l'action nerveuse est dominatrice d'emblée* et toutes les fois qu'elle s'exerce elle annihile le battement aneural ; par contre, celui-ci reprend quand elle cesse, et le retour de ses caractères particuliers révèle le départ de l'influx nerveux.

Ainsi les meilleures conditions d'observation sont requises chez les Sélaciens pour l'analyse et la démonstration de ce qu'est une contraction aneurale et de ce qu'apporte au muscle le système nerveux au moment de la liaison neuro-musculaire. L'intérêt de ces embryons n'est pas moindre au point de vue expérimental (**67**). La question de savoir si le rythme du cœur appartient au muscle ou aux nerfs est en effet discutée ; l'intrication des éléments nerveux et musculaire dans le tissu cardiaque est telle qu'il est difficile d'isoler chacun d'eux avec certitude ; aussi n'est-il pas rare de voir les neurogénistes et les myogénistes interpréter de manière opposée les résultats d'une intervention sur cet organe. Dans les expériences sur l'appareil locomoteur des embryons de Sélaciens, au début de la période nerveuse, ces divergences d'opinion ne sont pas à redouter ; la moelle peut être enlevée au ras de la chorde dorsale, en même temps que les cornes dorsales des myotomes, ce qui supprime du même coup la totalité des centres nerveux susceptibles d'action. Cette ablation, poursuivie depuis le mésencéphale jusqu'à l'extrémité caudale, ampute les myotomes sur une partie de leur hauteur, mais *laisse intacte au-dessous de la moelle toute la longueur des bandes musculaires,* de sorte qu'on peut, après elle, continuer d'étudier l'origine

du mouvement, ainsi que la propagation de l'onde musculaire, sur la même étendue de territoire et le même parcours qu'avant l'opération.

Les coupes histologiques en série des embryons opérés apportent la preuve de l'extirpation complète du système nerveux et permettent d'attribuer au seul muscle la reprise des battements rythmés (**92**).

1°) *Phases du mouvement sans nerf et du mouvement nerveux.* — La succession des phases du mouvement a été mise en concordance avec la série des transformations anatomiques concomitantes (**90**) ; elle s'inscrit ainsi. Le mouvement sans nerf commence à la fin du stade G de Balfour ; il dure jusqu'au stade O ; il comprend 3 périodes. Dans la première, qui va jusqu'à la moitié du stade I, il est seul en scène ; ses deux caractères principaux, en milieu constant, sont : 1° un *rythme régulier* ; 2° une *allure invariable du déplacement à chaque étape de la croissance.* La deuxième période est celle de la substitution progressive du mouvement nerveux, dont nous allons bientôt voir les caractères, au mouvement sans nerf ; elle dure jusqu'à la fin du stade K. La troisième période est celle de l'*automatisme latent* ; cette expression signifie que la contraction rythmée aneurale ne se manifeste plus chez l'embryon normal ; elle y est, en effet, complètement dominée par l'action nerveuse ; mais si l'on enlève le système nerveux, on la voit reparaître avec tous ses caractères primitifs.

Les phases physiologiques de la liaison neuro-musculaire sont les suivantes (**96, 101**) : dans une première période, limitée à la seconde partie du stade I, *chaque moitié de la moelle agit, indépendamment de l'autre moitié* sur la bande musculaire correspondante, comme si l'animal était composé de deux moitiés symétriques, droite et gauche, n'ayant aucun rapport entre elles. Puis vient, et persiste toute la vie, la période d'*unité nerveuse,* caractérisée par la *coordination* des mouvements.

Il est maintenant nécessaire, pour comprendre en quoi consiste celle-ci, de décrire le mode bilatéral des mouvements sans nerf (**85, 90, 94**), dont je n'ai donné que les caractères généraux. Les muscles du squelette forment deux bandes musculaires latérales et, dans la période aneurale primitive, chacune des bandes, *droite* ou *gauche*, bat pour son propre compte, indépendamment de sa voisine, suivant un *rythme particulier*. Sans doute la vitesse de renouvellement des contractions est à peu près la même des deux côtés ; mais cet « *à peu près* » est la cause, dans les déplacements d'ensemble de l'animal, d'une multiplicité d'attitudes qui cachent, si l'on n'y prend garde, la constance et la régularité de chaque révolution latérale. En milieu constant, chaque bande musculaire garde son rythme, de sorte que les attitudes se reproduisent d'une manière cyclique, et avec une telle régularité que l'on peut prévoir leur retour.

On distingue 4 types principaux d'attitudes : 1º le *balancement égal*, dans lequel les deux mouvements D et G s'exécutent à intervalles égaux ; 2º la *boiterie* D G, ou G D ; 3º la *conjonction*, pendant laquelle les deux contractions sont coïncidentes ; 4º la *boiterie inverse de la première*. Chacun de ces types se renouvelle d'autant plus de fois et le cycle, qui comprend toutes les combinaisons, est d'autant plus long, que l'écart de temps qui sépare les deux rythmes est plus petit.

Voyons maintenant comment sont modifiées ces attitudes sous l'action de l'influx nerveux.

La période d'établissement de l'unité nerveuse au stade K a été divisée en trois étapes (**96, 101**) dont chacune correspond à un stade anatomique défini (**100**). Dans la première, il y a *substitution du balancement égal aux combinaisons multiples du double mouvement aneural*, par l'égalisation des temps entre les mouvements D et G. La seconde est celle de l'*automatisme nerveux* ; à ce moment, le mouvement nerveux de balancement égal est susceptible de persister, sans changement, pendant un grand laps de temps. L'action nerveuse est rythmée

dès son début, comme l'activité musculaire autonome ; mais son rythme est *discontinu*. En effet, des *arrêts* surviennent qu'on n'observe jamais en période aneurale ; ils caractérisent le mode nerveux au même titre que le balancement égal coordonné. La troisième étape de l'évolution nerveuse est celle des ***mouvements irréguliers.*** Avec l'âge, de nouvelles associations naissent entre les centres, des réflexes variés troublent la périodicité du mouvement et les manifestations deviennent de plus en plus complexes.

2°) *Caractères généraux des actes nerveux.* — De cette étude du mouvement nerveux se dégagent quelques conclusions générales. L'action nerveuse :

1° S'exerce d'abord d'une manière *intermittente* ; rare et fugace au début, elle devient ensuite plus fréquente et plus durable et finit par être continue ;

2° *Elle anéantit, tant qu'elle dure, le mécanisme musculaire aneural, qui reprend son jeu quand elle cesse ;*

3° Elle se manifeste d'emblée par des phénomènes d'*excitation* et par des phénomènes *d'inhibition* ;

4° Elle subit une *véritable évolution* tandis que l'activité musculaire aneurale reste toujours semblable à elle-même ;

5° *L'inhibition est une propriété spéciale du système nerveux que ne possède pas le muscle* **(90)** *;*

6° *L'inhibition domine l'excitation nerveuse* (en accord avec Dastre) et *suspend en même temps l'irritabilité aneurale du muscle* ; elle fait cesser tout mouvement ;

7° *L'inhibition agit directement sur le muscle aneural* (contre Dastre), car si elle restait localisée au domaine nerveux, le muscle aneural reprendrait ses battements (automatisme latent), au moment où l'excitation nerveuse est annihilée.

3°) *Interprétation du mécanisme du cœur chez l'adulte.* — Les constatations qui viennent d'être exposées peuvent éclairer le mécanisme du cœur en montrant comment, dans un autre

système neuro-musculaire, s'établissent les rapports entre le muscle et les nerfs. Le cœur, à l'état embryonnaire, bat d'une manière rythmée et constante ; après sa liaison avec le système nerveux, il présente des phénomènes d'accélération et d'inhibition, mais ces phénomènes se greffent pour ainsi dire d'une manière éventuelle et toujours passagère sur la fonction fondamentale, *qui reste rythmée.* Il ne paraît donc pas légitime *a priori* de supposer que le myocarde perd à ce moment les propriétés qu'il possédait auparavant. Mais de plus, à la lumière des faits recueillis et dans la mesure où il est permis de généraliser, les résultats obtenus tendent à prouver que le cœur adulte reste d'une manière définitive à l'étape transitoire observée dans les muscles du squelette, où les impulsions nerveuses, produites de façon intermittente, permettent au muscle autonome de reprendre, en dehors d'elles, un rythme constant et régulier.

4º) *Fonctions nerveuses transitoires.* — A l'époque des métamorphoses se produisent dans le système nerveux des transformations parallèles à celles des autres régions du corps. Mais il peut exister, en dehors d'un bouleversement général de l'organisme, et sans phénomène apparent à l'extérieur, un changement des mécanismes physiologiques établis dans un système nerveux déjà constitué. C'est ce que révèle l'examen des fonctions nerveuses des Sélaciens, à une période tardive du développement (deuxième moitié de la vie ovulaire).

On connaît depuis longtemps les cellules géantes dorsales de la moelle. Beard a constaté (en 1889-1896) chez divers Sélaciens leur existence transitoire et déduit de leurs caractères anatomiques leur rôle sensitif. J'ai montré sur le vivant le jeu probable de leur action. En effet, des sections multiples et même des résections de 6 métamères de la moelle n'empêchent pas la propagation du mouvement ondulant le long du corps ; de plus, la conduction médullaire ne dépasse pas 15 métamères. L'onde se propage donc grâce à la participation

active des myotomes : le resserrement de ceux-ci provoque l'excitation des prolongements périphériques des cellules ganglionnaires géantes qui, par leur axone funiculaire actionnent les neurones moteurs du même côté, situés en arrière d'elles **(69, 70, 75)**.

5°) *Signification générale des fonctions embryonnaires.* — J'ai donc rassemblé, chez les Amphibiens et les Sélaciens, grâce à l'examen des mouvements, une série de faits nouveaux qui se rattachent à l'évolution physiologique des embryons. En y ajoutant les phénomènes de sécrétion du tégument qui, chez les Téléostéens, déterminent l'éclosion par digestion de la coque **(53, 55)** (voir p. 82), j'ai dégagé de cette étude les caractères généraux que présentent les fonctions embryonnaires des appareils de relation chez les Vertébrés anamniotes (81).

Il existe une physiologie spéciale des embryons reclus dans une coque et abandonnés à eux-mêmes dans la nature, physiologie qui est fonction des conditions ambiantes, et dont les manifestations varient dans le temps, parallèlement aux transformations anatomiques. L'embryon se développe dans un sens déterminé grâce aux interactions constantes qui ont lieu entre ses éléments et les facteurs ambiants. *Il est de son temps ;* et il réagit aux excitations extérieures avec les moyens propres dont il dispose **(94)**. *C'est ainsi qu'un organe peut montrer des propriétés différentes et successives suivant le stade plus ou moins avancé de sa différenciation, par suite de spécialisations momentanées de ses états de structure.*

Les fonctions embryonnaires sont *transitoires*. La durée de leur existence varie pour chacune d'elles. Elle est courte pour l'irritabilité ectodermique des Amphibiens (3 jours environ à 15° C), moins brève pour la contraction aneurale des Sélaciens (4 jours à 17-18° C, 8 jours à 15° C), plus longue pour l'automatisme nerveux (5 jours à 19°,5 C), et prolongée pendant la deuxième moitié de la vie ovulaire (4 à 5 mois) pour le fonc-

tionnement des cellules géantes dorsales de ROHON-BEARD chez les Sélaciens. Bien que passagères, elles se manifestent pourtant à une *période bien définie de l'ontogenèse* et caractérisent cette période au même titre que les signes anatomiques qui lui sont particuliers.

L'existence de ces propriétés embryonnaires *ne peut être considérée comme un rappel ancestral.* Il est vain de chercher à établir un lien généalogique entre les Vertébrés actuels et les organismes dépourvus de système nerveux. D'ailleurs, le mouvement aneural rythmé des myotomes, malgré qu'il soit le premier phénomène fonctionnel de l'appareil locomoteur, ne mène pas directement à la locomotion ; ainsi, les contractions indépendantes droite et gauche sont parfois coïncidentes et se neutralisent. D'autre part, l'Irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens *manque chez les Poissons.* Outre cela, elle n'est pas inscrite dans la lignée héréditaire de tous les Amphibiens ; *seuls les œufs pondus dès la segmentation et abandonnés dans la nature la présentent* ; on ne la rencontre pas chez les embryons développés dans l'oviducte maternel (*Salamandra maculosa* LAUR.), ni chez ceux qui sont portés par l'un des parents (*Alytes obstetricans* WAGLER).

Les fonctions embryonnaires des appareils de relation se rapportent à des *causes actuelles* (DELAGE). Nous venons de voir le caractère occasionnel de l'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens. Il en est de même de la fonction des cellules géantes chez les Sélaciens ; car, d'après les recherches histologiques de BEARD, leur nombre diminue à mesure que l'œuf reste plus longtemps dans l'organisme maternel, c'est-à-dire avec le *degré d'endotokie.* Quant à la sécrétion cutanée des Téléostéens, elle vient à point donné provoquer l'éclosion.

D'une manière générale on peut dire que les manifestations embryonnaires des appareils de *relation*, et spécialement les premiers mouvements du corps, *favorisent surtout la nutrition.* Qu'ils soient exécutés d'abord d'une manière aneurale et plus tard entretenus par une organisation nerveuse primi-

tive, chez les Sélaciens, qu'ils soient rendus plus fréquents par la généralisation, à toute la surface ectodermique, d'une irritabilité spéciale, chez les Amphibiens, ils ont pour effet, à une époque où les battements cardiaques n'existent pas encore (Sélaciens, **82**) ou viennent seulement de se produire (Amphibiens, **61**), de faciliter la circulation du liquide intérieur, d'aider à l'élimination des déchets et de contribuer à la respiration.

La disparition des fonctions embryonnaires résulte d'une *véritable métamorphose*. Que le changement des structures soit limité à un seul appareil ou même réduit à un simple remaniement cellulaire, il n'en est pas moins conditionné par une modification générale de l'être vivant. Les facteurs externes ne varient pas. Si donc l'avènement d'une fonction embryonnaire se présente comme l'effet d'interactions entre un état structural peu différencié et les conditions ambiantes, sa déchéance, à un stade ultérieur du développement, s'explique comme le résultat d'une discordance entre la structure spécialisée précocement acquise et les conditions nouvelles du milieu intérieur, sans qu'il soit encore possible de préciser le changement de conditions survenu.

6°) *Classement des mécanismes physiologiques de l'embryon.* — On sait depuis longtemps que dans l'ontogénie les premiers phénomènes de différenciation des organes sont indépendants les uns des autres. D'après W. Roux (**1895**) la forme des différentes parties aussi bien que leur conservation résultent exclusivement d'actions morphogènes *particulières*, c'est-à-dire *non fonctionnelles* ; mais pour le même auteur, à cette période embryonnaire fait suite « une période de vie *purement fonctionnelle* (1) durant laquelle le développement ultérieur et, dans une moindre mesure, la conservation des parties formées

(1) Terme impropre; car l'embryon est déjà « fonctionnel » en période aneurale Mieux vaut dire : *en période d'unité nerveuse fonctionelle* ou encore d'exécution coordonnée des fonctions.

exigent le *fonctionnement* de ces parties ou leur *excitation fonctionnelle* ». Je me suis attaché à réfuter cette opinion (v. p. 64) et à établir que le système nerveux, par la coordination qu'il apporte dans le fonctionnement de tous les appareils contribue à les maintenir et à les renforcer (**7**), mais qu'il n'intervient pas plus en période fonctionnelle qu'en période embryonnaire, dans les processus qui tendent à l'édification, au remaniement et à la restauration de la forme. Au point de vue physiologique, si l'on considère les fonctions de l'embryon par rapport à celle du système nerveux, il semble justifié de diviser le développement en trois périodes : 1° une première, *aneurale*, où les organes sont susceptibles d'agir seuls, avant l'avènement de la fonction nerveuse (irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens manifestée par le cheminement ciliaire, contraction aneurale rythmée des muscles du squelette chez les Sélaciens) ; 2° une seconde, *neuro-aneurale*, où le fonctionnement d'un même appareil résulte de l'association des deux modes d'activité aneural et nerveux ; 3° une troisième, *nerveuse*, dans laquelle on n'observe pas seulement l'ébauche du système nerveux de l'adulte, mais encore la formation d'appareils nerveux transitoires qui ont un fonctionnement passager (cellules géantes dorsales).

7°) *Fonctionnements neuro-aneuraux.*—La deuxième période, fort intéressante au point de vue de la physiologie générale, mérite de nous arrêter quelques instants (**94**). L'association de fonctions aneurale et nerveuse existe comme un phénomène normal et régulier chez l'embryon toutes les fois que des mécanismes indépendants se sont établis avant l'intervention nerveuse. Elle constitue une *transition nécessaire*, un mode de passage naturel entre deux états physiologiques distincts, correspondant à des phases successives de la différenciation. Cette coexistence des deux sortes de fonctionnement est une conséquence normale des dispositions anatomiques inhérentes à la marche du développement, ainsi que

des caractères de la fonction nerveuse elle-même, au moment où elle commence à se manifester. En effet :

1° D'une part la différenciation s'effectue dans le corps de l'embryon d'une façon progressive d'avant en arrière et de ce fait, *les régions postérieures du corps peuvent être aneurales quand déjà la partie antérieure est sous l'influence des nerfs.* C'est ce qui se produit pour l'ectoderme des Amphibiens au temps des contractions musculaires du corps et pour les bandes musculaires des Sélaciens au début de la liaison neuro-musculaire, au moment où l'initiative de la contraction appartenant aux nerfs, la propagation du mouvement aux autres myotomes actifs reste aneurale.

2° Non seulement il y a coexistence des fonctions aneurale et nerveuse sur le même animal en des territoires différents, mais on constate encore leur *superposition dans la même région.* La prévalence de la fonction nerveuse fait alors qu'on ne peut s'apercevoir de cette superposition sans intervention opératoire ; mais la suppression des centres nerveux permet de découvrir que la fonction aneurale persiste après avoir été masquée et annihilée par l'influence des nerfs. C'est ainsi que l'on constate le chevauchement, chez les Amphibiens, de l'Irritabilité ectodermique aneurale et de la Sensibilité nerveuse, et que l'on s'aperçoit, chez les Sélaciens, de la persistance d'un automatisme musculaire latent, après que la fonction neuromusculaire s'est définitivement installée.

3° Nous avons vu, d'autre part, que l'influence nerveuse chez les Sélaciens s'exerce au début d'une manière *intermittente* ; les déplacements présentent donc d'un moment à l'autre et successivement, pendant les premières étapes neuromusculaires, les deux ordres de caractères que nous avons attribués au mouvement aneural et au mouvement nerveux.

Les fonctions aneurale et nerveuse d'un même organe sont distinctes, on peut même dire *étrangères l'une à l'autre.* Le seul lien qui les unisse est formé par les terminaisons motrices ou sensitives qu'édifie le système nerveux dans l'organe aneu-

ral, terminaisons qui assurent le passage des excitations de cet organe au système nerveux, ou inversement, Les centres médullaires des Sélaciens, par l'excitation qu'ils déterminent dans les bandes myotomiques, semblent en apparence corriger les claudications du mouvement aneural ; en réalité, ils ne font qu'exprimer les modalités propres de leur action. L'irritabilité aneurale de l'ectoderme chez les Amphibiens est antérieure à l'apparition des contractions musculaires et de la sensibilité cutanée ; pourtant son raccord avec celle-ci n'est pas encore établi quand les nerfs sont déjà distribués à la moitié du tronc, plus tard enfin, quand la conduction aneurale fait partie de l'arc réflexe, le passage de l'excitation dans le système nerveux ne s'opère que dans la région post-branchiale ; ces faits donnent à penser que la « jonction neuro-ectodermique » exige la formation de corpuscules terminaux de la part du système nerveux.

Les fonctionnements neuro-aneuraux, comme les fonctions aneurales auxquels ils succèdent, *paraissent spéciaux aux embryons.* Du moins jusqu'à présent, des fonctionnements semblables n'ont pas été reconnus chez les Invertébrés. Dans la conception ancienne des cellules neuro-épithéliales, neuro-myo-épithéliales, il était admis que les excitations, reçues par la région épithéliale superficielle, étaient portées dans la profondeur, où le segment basal les transmettait à une cellule ganglionnaire. Les éléments composés des Cœlentérés et des Mollusques offraient en raccourci, dans ce schéma, la disposition qui se trouve réalisée chez les Amphibiens : le raccord d'un fonctionnement aneural à un fonctionnement nerveux ; je dis *en raccourci,* car, par l'étendue très considérable du territoire aneural, par le *parcours multicellulaire et diffus* de l'excitation, l'irritabilité des Amphibiens se distinguerait de toutes façons de celle des Invertébrés. Mais depuis les recherches de Wolff (1903) sur le système nerveux des Hydrozoaires, les réflexes endo-cellulaires sont considérés comme exceptionnels dans le comportement des Invertébrés, même les moins compliqués. La cellule neuro-épithéliale à la valeur d'une cellule sensorielle

et la cellule épithélio-neuro-musculaire se contracte sous l'influence d'excitations qui lui viennent d'une cellule ganglionnaire profonde.

8º *Individualité de l'embryon.* — Il est utile de souligner que malgré ses fonctionnements multiples et indépendants l'embryon présente toujours une même *unité de constitution* (**94**). La constatation, chez les Sélaciens, d'un dualisme musculaire et, plus tard, au début de l'action nerveuse, d'un fonctionnement isolé des deux moitiés droite et gauche de la moelle, semble appuyer la théorie du *duplicisme originel* des animaux. Mais ce qui fait l'individu ce ne sont pas les fonctionnements séparés de tel ou tel appareil, c'est *l'ensemble des fonctions présentées par ses divers éléments, issus les uns des autres et baignant dans le même milieu intérieur.* Les corrélations humorales font que les deux moitiés symétriques du corps présentent au temps aneural un mode de fonctionnement semblable, et qu'elles réagissent à peu près de la même façon vis-à-vis des facteurs de variation. Il est vrai que la similitude du comportement que l'on remarque entre les deux bandes myotomiques aneurales des Sélaciens ne va pas jusqu'à l'identité et qu'elle n'aboutit pas à leur coordination. Cette coordination est l'œuvre du système nerveux. C'est lui qui assure à l'organisme l'*unité d'exécution*. En raison de ses manifestations apparentes, l'activité nerveuse retient généralement l'attention et l'on a tendance à penser qu'elle conditionne toutes les manifestations de l'être vivant. Cette conception est erronée ; elle prend la partie pour le tout. Nous avons vu dans le chapitre de Morphologie expérimentale que les phénomènes de morphogenèse étaient soustraits au système nerveux. Celui-ci n'est qu'un des appareils de l'organisme. Pendant le développement de l'embryon, son activité, tardive, se superpose à des fonctionnements déjà existants, et plus tard, cette activité reste subordonnée aux corrélations humorales, aux « réflexes chimiques » qui dominent non seulement les processus de

morphogenèse, mais toutes les manifestations fonctionnelles.

9° *Place des fonctionnements observés dans l'embryogénie physiologique.* — La physiologie de l'embryon a déjà fait l'objet de nombreuses recherches. Elle a donné lieu, en 1887, à une étude d'ensemble (PREYER) et suscité depuis, en particulier de la part des histologistes, des travaux extrêmement intéressants (LAGUESSE, 1896; SCHMIDT, 1905; CLAUDE, 1912; HENSER CHESTER, PARAT, HOVASSE, 1921; ARON, 1919-1922). Il importe cependant de remarquer que si les constatations morphologiques indiquent nettement l'existence d'une fonction, elles permettent à peine d'en soupçonner la nature; Elles laissent complètement de côté les manifestations physiologiques elles-mêmes. Ce sont justement celles-là que je me suis attaché à découvrir en étudiant l'animal vivant.

Dans ce sens beaucoup d'observations ont été déjà faites sur les mouvements du corps, les battements cardiaques, la circulation, la respiration, la nutrition, etc.; beaucoup de descriptions justes mais un peu superficielles ont été données. Les fonctions fœtales ont été surtout envisagées. De plus, les auteurs ont généralement conclu, suivant les règles du bon sens, de la structure à la fonction, sans chercher à saisir les mécanismes réels par l'institution d'expériences appropriées; aussi ont-ils considéré presque toujours les fonctions de l'embryon comme un acheminement direct vers celles de l'adulte, et l'idée ne leur est pas venue qu'un même tissu pouvait présenter des fonctionnements divers suivant l'âge de l'animal. Il y a pourtant très longtemps (1750), qu'un Français, BEGUELIN, a découvert le *mouvement rythmé de l'amnios chez les Oiseaux*, que REMAK (1854) a démontré dans cette membrane la présence de fibres musculaires indépendantes de celles de la paroi abdominale, que KÖLLIKER (1861) et plus tard MATHIAS DUVAL y ont constaté l'absence des nerfs; mais l'idée qu'un tel organe était susceptible de pulsations autonomes, n'a été que difficilement admise et PREYER même était d'avis que la

mise en marche des contractions résultait du choc de l'embryon contre la paroi amniotique. Les contractions rythmées de l'amnios paraissent aujourd'hui un type caractérisé de fonctions musculaires aneurales, aussi net que les contractions primitives du cœur des Métazoaires et des myotomes des Sélaciens.

Je signalerai en terminant cette mise au point la grande sagacité de BALFOUR qui en 1876, sans décrire le rythme des bandes myotomiques aneurales des Sélaciens, a dit nettement qu'elles étaient des formations spéciales, favorisant la respiration, « acquises pendant et pour la vie embryonnaire ».

10° *L'invraisemblance des fonctions spéciales de l'embryon.* — Les fonctions des appareils de relation chez l'embryon ont, par rapport aux fonctions des mêmes appareils chez l'adulte, une physionomie si particulière, une allure si étrange, que leur existence surprend au premier abord et qu'il est difficile après qu'on les a définies, de les faire accepter des savants. Les phénomènes ne cadrent nullement avec ceux qu'on a coutume d'observer chez l'adulte ; ils s'opposent aux théories classiques ; ils déconcertent ; leur enregistrement semble une erreur ; disons le mot : ils paraissent *invraisemblables.* PATON en 1907, par des études histologiques et physiologiques combinées, faites au stade des premiers mouvements chez les Sélaciens, avait recueilli tous les éléments d'information nécessaires pour affirmer que les contractions sont d'origine aneurale ; il conclut pourtant que les tractus protoplasmiques radiculaires, reliant déjà la moelle et les myotomes, sont susceptibles de transmettre aux muscles les impulsions nerveuses (p. 573) ; plus tard, il considéra les muscles comme « autochtones », mais il n'observa pas le rythme et l'indépendance des deux bandes myotomiques, ni la différence essentielle qui existe entre le mouvement aneural et le mouvement nerveux (1911).

Depuis mes publications sur l'automatisme locomoteur des Sélaciens, aucune contestation sur ce sujet n'est encore parvenue à ma connaissance ; mais il n'en a pas été de même pour

l'étude de l'Irritabilité aneurale des Amphibiens, contre laquelle se sont élevés quelques auteurs américains, HOOKER entre autres (**1911**). Pour celui-ci, toutes les réponses données par les embryons aux excitations reçues dans le domaine aneural sont le résultat d'une transmission mécanique de ces excitations au système nerveux. L'ébranlement général de l'embryon par la piqûre est pourtant facile à éviter. Ainsi, tous les Poissons, et certains Amphibiens qui portent leurs œufs, ne répondent nullement à une stimulation du domaine aneural. J'ai montré les erreurs de technique et d'interprétation de mes résultats commises par HOOKER (**72**) et j'ai institué une expérience nouvelle (**78**) pour le convaincre. Je choisis des têtards arrivés au stade des contractions en boucle, qui répondent à une excitation portée sur la queue par une contraction *du côté opposé* ; j'incise transversalement la peau devant l'anus, du dos au ventre sur la moitié du corps seulement, soit à droite soit à gauche, et je pique aussitôt la queue du côté de l'incision ; la réaction au lieu d'être hétéro-latérale, est maintenant toujours *homo-latérale*. Si le système nerveux conduisait l'excitation le côté de la réaction n'aurait pas changé, si la stimulation lui était transmise mécaniquement la réponse serait indifférente. En réalité, la conduction aneurale diffuse de l'ectoderme porte l'excitation aux terminaisons nerveuses sensitives, du côté opposé à l'incision, et comme les voies sont croisées dans la moelle, la contraction se fait du côté de la piqûre.

L'invraisemblance d'un fait ne signifie pas qu'il soit erroné ; sinon, toutes les découvertes seraient inexactes, car elles dépassent toujours les déductions d'une logique établie en dehors d'elles. Seule la contradiction marque l'erreur. Il est donc indifférent qu'un phénomène ait ou non l'apparence de la vérité, si l'on démontre qu'il existe. Les faits que j'ai décrits ont été vérifiés de toutes façons. Ils ont fait l'objet de démonstrations devant les Sociétés savantes et j'ai décrit longuement les procédés qui m'ontpermis de les étudier. Leur réalité ne peut être contestée. Je suis prêt, du reste, à les démontrer à nouveau.

CHAPITRE V

ANALYSE SOMMAIRE DES TRAVAUX

1° Physiologie de la larve.

I. La place des centres nerveux de la queue chez les larves d'Urodèles et les têtards d'Anoures.

1904. (5) *Sur la position des centres nerveux réflexes de la queue chez les larves d'Anoures. I. Etude expérimentale.* Soc. de Biologie, t. LVI, p. 581. — (6) *Sur la limite des zones périphériques d'innervation réflexe des centres nerveux dans la queue des Urodèles.* Id., p. 583.

Les expériences faites montrent comment la Physiologie peut venir au secours de l'Anatomie. Par des sections, des résections de la moelle, et parfois des extirpations surajoutées du canal rachidien dans le but d'empêcher la régénération de la moelle, j'ai établi des zones d'insensibilité cutanée, qu'après guérison des plaies j'ai soigneusement repérées. Chez les Anoures (*Alytes*), les sections comprises au niveau de l'origine apparente des 10e, 11e, 12e paires nerveuses ont une importance capitale ; l'inertie et l'insensibilité qui jusqu'à ce point progressaient dans le tronc, métamère par métamère, suivant le recul de la section, gagnent tout d'un coup la 1/2, les 2/3, les 3/4 de la queue et même l'organe tout entier pour un recul total de 3 métamères seulement dans les sections médullaires. Mercier (1906) qui a vérifié l'existence de ce *centre sensitif et moteur de la queue*, l'appelle « centre de Wintrebert ».

Par contre, les Urodèles ont des centres caudaux disposés *métamériquement* ; la zone de sensibilité cutanée de chaque métamère a la forme d'un V ouvert en arrière, fermé en avant sur la ligne latérale.

II. La physiologie du nerf latéral chez les têtards d'Anoures

1911. (52) *Sur l'absence de réaction motrice à la suite d'excitations artificielles du système nerveux latéral chez les têtards d'Anoures.* Soc. de Biologie, t. LXXI, p. 100.

Après l'ablation du centre médullaire caudal chez des larves d'Alytes et guérison de la plaie, l'expérimentation porta : 1° sur les deux traînées d'organites que présente la queue (v. p. 27, fig. 3) ; 2° directement sur les nerfs latéraux mis à nu ; 3° sur la queue entière. Tous les agents habituels d'excitation, mécaniques, chimiques (substances sapides et corrosives), électriques, furent employés. *On ne constata aucune réaction motrice quelconque,* aucune réponse des muscles du tronc et de la tête, aucune modification des rythmes branchial et cardiaque, aucun changement de la circulation caudale.

2° Physiologie de l'embryon.

I. Amphibiens

1° *Etude des mouvements du corps et comparaison avec ceux des autres Vertébrés inférieurs.*

1914. (58) *Sur le mode des premiers mouvements et leur valeur pour la sériation des embryons chez les Vertébrés inférieurs.* Soc. de Biologie, t. LXXVI, p. 188. — (60) *Sur le déterminisme des premiers mouvements et spécialement leur adaptation au volume et à la forme de l'œuf chez les Vertébrés inférieurs.* Id., p. 256. — (61) *Les premiers stades du mouvement chez l'Axolotl (Amblystoma tigrinum).* Id., p. 303, 1 Pl.

La sériation des premiers mouvements de l'Axolotl (**61**) est donnée comme type d'un classement physiologique des courbures toniques et cloniques que présentent les embryons d'Amphibiens, à mesure qu'un plus grand nombre de myotomes participent à la contraction. Il serait à désirer qu'on dressât pour tous les Amphibiens de nos pays, qui sont un matériel si communément employé pour les expériences, un tableau de leurs attitudes successives de flexion. J'ai mis en

concordance les stades du mouvement avec ceux des transformations externes décrits par Van Bambeke (1880). La figure 25

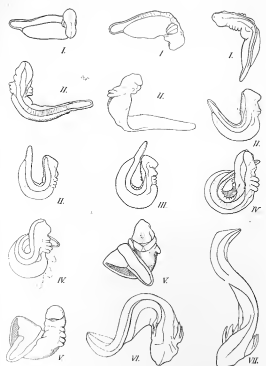


Fig. 25. — Silhouettes de contraction de l'embryon d'Amblystoma tigrinum. Les chiffres se rapportent aux stades du mouvement (61).

montre l'allure des attitudes principales. Les trois premiers stades correspondent à la phase *tonique* ; le 4[e] et le 5[e] à la période

clonique des courbures à fond ; le 6e et le 7e, à la période *clonique des ondulations.* L'intérêt pratique de cette sériation provient de ce qu'à chaque flexion tous les myotomes actifs, reliés dans le cas particulier aux centres nerveux (**77**) se contractent.

Le cœur commence à battre dès la fin du stade II. La conduction ectodermique aneurale est reliée à la voie centripète de l'arc nerveux réflexe, au début du stade III, et disparaît au VIe stade. Dans les deux notes **58** et **60**, je compare entre eux les premiers mouvements des Vertébrés inférieurs, soit sur des embryons artificiellement libérés de leur coque (**58**), soit sur des embryons contenus dans celle-ci (**60**). Chez les Téléostéens, comme chez les Amphibiens, le mouvement est d'abord *tonique*, lent, isolé, puis *clonique* ; et dans cette seconde phase, les *courbures à fond*, mais vives, répétées dans les deux sens, précèdent toujours les *mouvements ondulatoires* dans lesquels des contractions partielles parcourent le corps d'avant en arrière, des deux côtés à la fois. Les ondulations latérales, d'abord amples et mal coordonnées, se régularisent, augmentent de vitesse et de fréquence et poussent l'embryon entre deux eaux.

Les premières courbures toniques ou cloniques, à fond, des Amphibiens et des Téléostéens, paraissent singulières si l'on envisage l'évolution du mouvement comme un acheminement graduel vers la progression définitive. Elles s'expliquent si l'on considère l'étroitesse de la coque, qui force généralement les embryons à se courber passivement avant même d'être mobiles. L'embryon de Truite esquisse à peine avant l'éclosion quelques secousses ondulatoires et pourtant, dès sa mise en liberté, il traîne son sac vitellin par une ondulation du corps parfaitement coordonnée.

Le mécanisme fondamental de la progression dans l'eau est le même pour tous les Vertébrés aquatiques. Le corps d'un alevin de Truite à l'éclosion montre le mouvement ondulant pes Sélaciens. Plus tard, le mouvement vibratoire déplace

à peine le tronc et produit tout son effet sur la queue. C'est la *nage filée* de E. Houssay (1912).

Les premiers mouvements des Sélaciens sont cloniques, ondulants, et s'effectuent librement dans la coque.

L'expérimentation révèle qu'au stade de mouvement serpentiforme bien établi la section de la moelle n'empêche pas la propagation du mouvement ondulant chez les Sélaciens, tandis qu'*elle l'arrête* chez les Amphibiens et les Téléostéens.

2°) *L'Irritabilité ectodermique aneurale.*

1904. **(9)** *Sur l'existence d'une irritabilité excito-motrice primitive indépendante des voies nerveuses chez les embryons de Batraciens.* Soc. de Biologie, t. LVII, p. 645. — 1905. **(11)** *Nouvelles recherches sur la sensibilité primitive des Batraciens.* Id., t. LIX, p. 58. — 1920. **(72)** *Les difficultés techniques et les erreurs d'interprétation dans l'étude de l'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens.* Id., t. LXXXIII, p. 1212. — **(76)** *L'époque d'apparition et le mode d'extension de la sensibilité à la surface du tégument chez les Vertébrés anamniotes.* Acad. Sciences, t. CLXXI p. 408. — **(77)** *Les rapports de l'irritabilité ectodermique aneurale avec les fonctionnements musculaire et nerveux chez les embryons d'Amphibiens.* Id., p. 583. — **(78)** *La conduction aneurale de l'ectoderme chez les embryons d'Amphibiens.* Id., p. 680. — **(93)** *L'irritabilité aneurale de l'ectoderme décelée par le déplacement ciliaire chez Rana temporaria.* Id., t. CLXXII, p. 934.

L'expérience qui m'a conduit à la découverte de l'Irritabilité ectodermique aneurale est celle-ci : je greffais, au stade II des mouvements chez l'Axolotl (voir fig. 25), des moitiés postérieures d'embryons à des moitiés antérieures d'autres embryons et je fus surpris de constater, au bout de quelques heures, que la piqûre du segment postérieur provoquait une réponse du segment antérieur. La moelle du segment postérieur pouvait-elle donc conduire l'excitation à ce stade précoce ? Et, d'autre part, était-il possible qu'une réunion par première intention des deux moelles vint sitôt établir une continuité nerveuse entre les deux segments ? Ces hypothèses étaient sans fondement. Il fut avéré bientôt sur des embryons doubles dont les moelles ne s'étaient pas coaptées et restaient à distance l'une de l'autre, que le passage des excitations de la queue à la tête continuait à se produire. Cherchant alors quel était le lieu du passage, je me rendis compte qu'il

suffisait d'une réunion, même partielle, des deux ectodermes pour établir la communication d'excitabilité entre les deux segments.

Il était dès lors inutile d'employer des spécimens greffés et j'établis sur des embryons entiers d'*Axolotl* et de *Rana temporaria* démédullisés, sauf de la partie antérieure du tronc, les caractères de cette irritabilité primitive, les époques de son avènement et de sa disparition, et sa durée (**11**). Cependant à cause de la difficulté du sujet et de l'obligation de n'opérer qu'à certaines périodes brèves, les moments de ponte, c'est peu à peu seulement, de saison en saison, après des vérifications nombreuses, que l'ensemble des phénomènes fut mis à jour. Mais dès le début, j'ai indiqué que la transmission de l'excitation dans la profondeur n'est pas diffuse ; « elle paraît suivre la voie nerveuse centripète déjà établie pour les métamères antérieurs du tronc, et la réponse réflexe qui se trouve localisée dans ceux-ci semble partir des centres et emprunter la voie nerveuse centrifuge » (**11**).

J'ai cherché chez de nombreux embryons de Vertébrés inférieurs le mode d'extension de la sensibilité à la surface du tégument (**76**) et cette étude m'a permis de les classer en deux groupes : 1° ceux qui montrent une extension régulière et progressive de la sensibilité cutanée ; ils n'offrent pas d'irritabilité aneurale de l'ectoderme ; ce sont les Poissons, *Salmo fario*, *S. fontinalis*, *S. irideus*, *Carassius auratus*, *Perca fluviatilis* parmi les Téléostéens, *Scylliorhinus canicula* parmi les Plagiostomes, et certains Amphibiens : *Salamandra maculosa*, *Alytes obstetricans*, *Alytes cisternasi* ; 2° ceux dont la sensibilité s'étend d'abord progressivement sur le tronc d'avant en arrière, *puis se généralise soudain* à tout le tégument ; ce ne sont que des Amphibiens : *Rana temporaria*, *Rana esculenta*, *Bufo vulgaris*, *Hyla arborea*, *Discoglossus pictus* parmi les Anoures ; *Triton marmoratus*, *T. alpestris*, *T. palmatus*, *T. vulgaris*, *Amblystoma tigrinum* (Axolotl), *A. punctatum* parmi les Urodèles. L'extension brusque des zones excitables de la

peau est le fait de l' « Irritabilité ectodermique aneurale ».

Un autre problème était celui de savoir comment et où se fait la *jonction neuro-ectodermique*. Par quelle sorte de lien organique ? je n'ai pu le déterminer bistologiquement. En quel lieu ? Elle est localisée à la partie antérieure du tronc et ne s'étend pas à tout le territoire nerveusement sensible; cette localisation fait supposer que la jonction exige de la part du système nerveux plus que la présence de simples filets cutanés terminaux. Ainsi des fragments postérieurs d'Axolotl, isolés et guéris, ne répondent à une piqûre de l'extrémité caudale, au début de l'irritabilité aneurale, que s'ils contiennent le 5e myotome post-branchial, et à la fin de cette irritabilité, que s'ils possèdent le 11e métamère post-branchial ; or, dans le premier cas, la sensibilité nerveuse s'étend jusqu'au 15e métamère du tronc et, dans le second, elle a envahi la plus grande partie de la queue. Les mêmes faits s'observent chez les Anoures. (77).

La conduction aneurale de l'ectoderme est *diffuse* (78) ; les découpages en tous sens de l'embryon le démontrent. Néanmoins l'excitation qui détermine le réflexe arrive au lieu de jonction neuro-ectodermique *par le plus court chemin;* c'est le passage le plus rapide dans les nerfs sensitifs qui provoque la réponse motrice et les stimulations qui, par des cbemins plus longs, arrivent plus tard à d'autres points de jonction, restent sans effet. A cet égard l'expérience rapportée dans l'exposé d'ensemble est probante (p. 104). Le temps d'accomplissement du réflexe nerveux constitue pour les centres médullaires une *phase réfractaire.* Herrick et Coghill (1915) attribuent à tort à la moelle la conduction, vers les centres médullaires antérieurs, des premières excitations efficaces du bout caudal ; cette conduction appartient à l'ectoderme, ainsi que tous les faits qui viennent d'être signalés le démontrent.

Déjà, au temps du transport ciliaire de l'embryon artifi-

ciellement sorti de la coque, bien avant les premières manifestations musculaires, l'irritabilité ectodermique existe (**92**). En effet, si l'on pique l'ébauche caudale d'un embryon couché sur l'un des flancs et cheminant par ses cils vibratiles, le déplacement acquiert une vitesse double; quand le même embryon est immobile, la piqûre détermine la reprise du déplacement.

Il est ainsi prouvé que l'irritabilité aneurale de l'ectoderme précède l'avènement de la fonction nerveuse; elle persiste tout le temps de la liaison neuro-musculaire et de la distribution des filets sensitifs à la peau et elle disparaît généralement quand celle-ci est terminée (**77**); elle dure 3 jours et demi à 12° C. chez l'Axoltl, 2 jours et demi environ à 17° C. chez *Rana temporaria* (**11**).

3°) *L'établissement des fonctions nerveuses.*

1905. (**13**) *Sur l'établissement des fonctions nerveuses chez les Urodèles.* Soc. de Biologie, t. LIX, p. 168. — (**14**) *Sur le développement de la moelle caudale chez les larves d'Anoures.* Id., p. 170. — 1920. (**77**) *Les rapports de l'irritabilité ectodermique aneurale avec les fonctionnements musculaire et nerveux chez les embryons d'Amphibiens.* Acad. Sciences, t. CLXXI, p. 583.

Les premières contractions spontanées des Amphibiens sont d'origine nerveuse ; car, en piquant la peau dans la région postérieure des premiers territoires sensibles, la réponse motrice commence toujours dans les myotomes antérieurs et n'est pas toujours homo-latérale (**77**). Avant le premier mouvement spontané, une contracture directe des myotomes métotiques peut être provoquée par la stimulation d'une aiguille ; ce fait, déjà signalé par Hooker, (1911), confirme mes observations antérieures (1903-1905) (**3**, **12**) sur le développement de la contractilité dans les muscles avant leur liaison nerveuse (v. p. 65).

Après la disparition de l'irritabilité ectodermique aneurale, il est possible, à l'*extrémité caudale*, de saisir le moment où les muscles et la peau se relient physiologiquement au système nerveux. Dans la queue des Urodèles, tous les métamères

nerveux par leur distribution péréphérique commencent par fournir à la pointe sa sensibilité, mais ils n'ont pas acquis encore la liaison musculaire. Leur arc réflexe n'est complet que plus tard, lorsque le territoire sensible du somite a été déplacé en avant de la pointe par l'adjonction postérieure de nouveaux segments.

Les jeunes têtards d'Anoures, nouvellement éclos, présentent dans leur moelle caudale des centres réflexes, tandis que chez les larves bien développées les centres caudaux sont situés, ainsi que nous l'avons exposé **(5)** page 105, à la partie postérieure du tronc, vis-à-vis l'origine apparente des 10e, 11e et 12e paires nerveuses. Cependant les centres sont, placés chez les jeunes têtards, à peine plus en arrière que le tiers antérieur de la queue **(14)**. R. G. Harrison attribue l'obliquité de plus en plus prononcée des fibres nerveuses dans la queue au glissement de l'épiderme vers la pointe, sur les bandes musculaires sous-jacentes. Ce glissement est indéniable ; il s'ajoute à l'allongement normal des fibres qui résulte de la croissance générale et permet de comprendre leur obliquité progressive ; mais il ne fait qu'accuser un état anatomique déjà établi, et le phénomène important réside dans l'organisation même de la moelle caudale. Celle-ci présente un cadre névroglique, qui lui conserve sa forme jusqu'au bout de la queue ; mais l'étude anatomique démontre que vers le milieu de la queue les fibres nerveuses ne sont plus réunies en racines et en faisceaux métamériques distincts : elles ne sortent plus régulièrement par les trous de conjugaison, mais s'éparpillent en bouquet vers l'extrémité. Seuls les premiers segments caudaux, qui comprennent réellement un centre nerveux au stade du premier développement médullaire, présentent des racines distinctes en rapport avec une métamérie nerveuse nettement différenciée **(14)**.

Au fur et à mesure de la croissance, les centres caudaux de la moelle remontent avec celle-ci dans le canal rachidien et abandonnent la queue.

II. Plagiostomes

A) *Selachoidei* : Etude d'un Scylliidé : *Scylliorhinus canicula* L. Gill.

1°) *Les aspects des premiers mouvements du corps.*

1920. (85) *Les divers aspects des mouvements rythmés du corps pendant la phase aneurale des contractions myotomiques chez les embryons de Sélaciens (Scylliorhinus canicula* L. Gill). Bull. Soc. Zool. de France, t. XLV, p. 282-291, 292-298, 3 fig. — Voir aussi **90**, **94**.

Mes études ont porté sur *Scylliorhinus canicula* L. Gill, dont l'œuf, rendu transparent par l'exfoliation de sa pellicule superficielle, permet de suivre du dehors les transformations embryonnaires et les modifications du mouvement (p. 29, **80** et **90**). Les premières notations faites en comparant ses déplacements avec ceux d'autres Vertébrés anamniotes ont été relatées (p. 106, **58**, **60**). Plus tard, en enregistrant séparément les mouvements droit et gauche, il apparut qu'ils avaient chacun leur rythme propre et, parallèlement aux caractères généraux de la contraction, j'observai minutieusement leur évolution particulière, l'augmentation d'ampleur et les changements de forme des flexions, relativement à la croissance de l'embryon, suivant le lieu de la contraction initiale, et par rapport aux résistances diverses qui mettent obstacle au mouvement.

Les caractères de la contraction peuvent être déduits, à chaque phase de l'ontogénie de 3 constatations principales qui ont trait : *a*) au point de départ des mouvements ; *b*) à leur propagation ; *c*) à l'étendue du territoire contracté. La propagation de l'onde contractile s'étend *à tous les myotomes actifs* à chaque répétition du déplacement, et détermine toujours la même amplitude des flexions à une époque donnée, dans un milieu constant. Le point de départ de la contraction *recule avec l'âge* ; de la fin du stade G de Balfour, moment où commence la contraction derrière l'oreille, à la fin du stade I, le recul est de 10 myotomes.

Le premier déplacement visible résulte de la mise en acti-

vité d'au moins 4 myotomes et il suffit de quelques heures à 15° C. pour que la contraction se propage au 8e myotome, c'est-à-dire jusqu'au milieu du corps au stade G ; à ce moment, le fond de la courbe se trouve au 4e myotome apparent, c'est-à-dire au bas de la rampe cervicale (fig. 27). Au stade H, l'onde de contraction se propage jusqu'au tiers postérieur du corps, où se trouve le 15e myotome, et le point culminant de la courbe maximale est placé au 8e myotome. Le myotome qui a l'initiative du mouvement aneural *reste toujours placé au fond de la courbe maximale de flexion* ; car c'est pendant sa contraction que l'onde de propagation touche en avant et

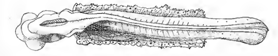


Fig. 26. — Type d'embryon de *Scylliorhinus canicula* L. Gill, du stade H de Balfour, vu par la face dorsale en lumière réfléchie (90).

en arrière de lui, les myotomes voisins, myotomes qui sont les plus puissamment développés ; c'est à partir de sa détente que l'onde se déplace. Au stade I, le myotome initial est le 10e et le territoire contractile comprend les 20 et 21 premiers myotomes.

Les résistances qui s'opposent à la flexion viennent du corps même de l'embryon, du pédicule et de ses annexes, du vitellus et des glaires (voir fig. 5, 6, 7 et 26). Grâce à l'élasticité des tissus de l'embryon et grâce à la rigidité et à la longueur du socle pédiculaire pendant la phase aneurale des contractions, le corps revient à son point de départ, c'est-à-dire à la ligne médiane, après chaque mouvement. C'est à cette circonstance heureuse que l'on doit de pouvoir apprécier, par la seule inspection, la régularité du rythme et l'amplitude égale des déplacements pour une période donnée.

Ce que ne montre pas la figure 27, c'est la *torsion longitudinale*

qui, dans chaque mouvement de flexion latérale, incline le dos vers le centre de courbure.

L'attache pédiculaire est plus ou moins serrée suivant les

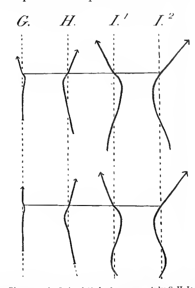


Fig. 27. — Diagrammes des flexions latérales du corps aux stades G, H, I ; en I², les embryons sont au seuil du stade K. Les gros traits représentent l'axe longitudinal des embryons fléchis, vus de dos ; les traits pointillés longitudinaux figurent la ligne médiane du corps au repos ; les traits pleins transversaux indiquent les bords antérieurs des pédicules de tous les embryons représentés. La série du haut concerne des mouvements libres de tout obstacle, sauf de la contrainte pédiculaire ; la série du bas, des mouvements spécialement limités par une attache vitelline serrée, et par un frottement vitellin. Le fond des *courbes principales* marque la place du « myotome initiateur », aux étapes successives de la contraction aneuiale (85).

embryons et, d'autre part, la tête et l'extrémité postérieure frottent parfois sur le vitellus ; ces résistances provoquent des réductions et des déformations du mouvement, telles que celles qui ont été figurées au bas de la figure 27.

Tous les points de l'attache ne cèdent pas en même temps, de

la même quantité, sous l'effort renouvelé des contractions ; ses bords antérieur et postérieur constituent des ligaments plus résistants que la partie moyenne ; ils forment de véritables pivots autour desquels tournent les deux segments céphalique et caudal, tandis que la région intermédiaire se laisse déprimer et se porte de l'autre côté de la ligne médiane (fig. 27).

2°) *L'apparition et le mode primitif des battements du cœur.*

1920. **(82)** *L'apparition et le mode primitif des battements du cœur chez les Sélaciens (Scylliorhinus canicula* L. GILL). Soc. de Biologie, t. LXXXIII, p. 1259.

Trois faits sont à noter :

1° *La naissance tardive de la motilité cardiaque par rapport à la motilité myotomique* : l'apparition des battements du cœur

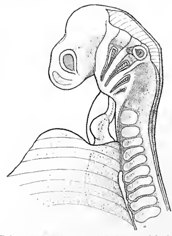


FIG. 28 — Embryon de *Scylliorhinus canicula* L. Gill au seuil du stade K de Balfour ; face latérale gauche vue de haut, sur fond sombre, en lumière réfléchie : 4 poches branchiales ; oreille cupuliforme ; ébauche de la fossette nasale ; 7 segments occipitaux au-dessus de la région cardio-branchiale ; partie antérieure du pronéphros toujours située au niveau du 3e segment du tronc ; cœur à 3 cavités : sinus, oreillette, ventricule continué par le bulbe ; partie antérieure dilatée du sac cœlomique extra-embryonnaire (90).

a lieu dans la seconde moitié et parfois au début du troisième tiers du stade I de Balfour, tandis que la contraction myotomique naît à la fin du stade G.

2º *L'état avancé de la différenciation anatomique au moment de l'avènement de la motilité* : le ventricule et l'oreillette, bien distincts, forment des cavités séparées par un orifice étroit ; cependant le sinus est encore mal délimité de l'oreillette.

3º *L'acquisition progressive de la contractilité par le ventricule et le bulbe.* De même dans les bandes myotomiques l'onde propagée gagne des myotomes de plus en plus éloignés de la tête.

3º) *Le mouvement sans nerf des muscles du squelette.*

1917. **(68)** *L'automatisme des premiers mouvements du corps chez les Sélaciens* (*Scyllium canicula*, Cuv.). Acad. Sciences, t. CLXV, p. 369. — 1918. **(65)** *Les mouvements et la sensibilité embryonnaires des Sélaciens* (*Scyllium canicula* Cuv.). Bull. Sc. Zool. France, t. XLIII, p. 42. — 1920. **(84)** *La valeur comparée et le déterminisme des signes principaux de la contraction myotomique aneurale observée chez les embryons de Sélaciens* (*Scylliorhinus canicula* L. Gill). Acad. Sciences, t. CLXXI, p. 1086. — 1921. **(90)** *La contraction rythmée aneurale des myotomes chez les embryons de Sélaciens* I. *Observation de Scylliorhinus canicula* L. Gill. Thèse doctorat ès sciences, Paris, 19 janvier 1921. Arch. Zool. exp. et génér. t. LX, p. 222-459, pl. VII, 39 fig. texte. — **(94)** *Le mouvement sans nerf.* Journal de Psychologie, nº 5. p. 354-388, 7 fig.

J'ai décrit précédemment, dans l'exposé d'ensemble (v. p. 91), les principales manifestations du muscle aneural considéré en lui-même et les combinaisons de mouvement qu'engendrent les rythmes différents des deux bandes myotomiques latérales, droite et gauche.

A) *Analyse du mouvement aneural.* — En examinant de plus près les phénomènes et en les comparant entre eux, en comparant les mouvements des myotomes au mouvement du cœur (**84, 90, 94**), on met en relief les deux caractères du mouvement aneural qui, en dehors de toute intervention expérimentale, peuvent servir de base et de contrôle à la découverte dans la nature de fonctionnements semblables ; ce sont le *renouvellement rythmé* et l'*allure invariable* des déplacements.

Le premier traduit la propriété fondamentale d'une fonction musculaire aneurale, la qualité spéciale du muscle qui le rend périodiquement *capable d'initiative* et qui révèle en lui une série cyclique de transformations physico-chimiques dont nous ne savons guère que constater les effets. Le mouvement produit se rapporte à deux processus : *a*) la *contraction initiale ;* *b*) la *propagation de l'onde* à toute l'étendue du muscle actif. La première suscite la seconde par l'effet de son excitation ; elle naît en un seul point, jamais en bloc, et se propage de manière diffuse en avant et en arrière. Contrairement à ce qui se passe dans le cœur, où le point de départ est toujours sinusien, elle appartient successivement à des myotomes différents et recule d'avant en arrière (v. p. 114). La limitation du territoire initial ne signifie pas que le pouvoir d'initiative est borné à une seule région, mais que, parmi les territoires actifs, l'un d'eux a une révolution plus courte, se contracte plus vite et détermine l'excitation des autres ; en effet la section expérimentale d'une chaîne myotomique en plusieurs tronçons dévoile que plusieurs de ces tronçons sont capables de battre pour leur propre compte.

Le rythme de la contraction initiale est régulier en milieu normal et constant ; il ne présente *jamais d'arrêt ;* il est indépendant de l'étendue du mouvement et de la puissance des muscles. Il traduit avec exactitude l'état général de l'organisme, du milieu intérieur dans lequel les myotomes puisent les éléments de leur activité, et il est particulièrement sensible aux conditions extérieures qui influent sur les échanges, telles que la quantité d'oxygène et surtout la température.

La propagation de l'onde, se fait plus ou moins loin suivant l'étendue du territoire contractile, et détermine, ainsi que nous l'avons vu (fig. 27), un aspect différent du mouvement aux phases sucessives de la croissance. Mais son allure reste toujours la même pour chaque phase. L'onde propagée n'est pas caractéristique du mouvement aneural, car beaucoup de muscles tubulaires, tels que l'œsophage, l'intestin, l'uretère,

présentent des ondes de contraction successives d'origine nerveuse, qui suivent les différents anneaux musculaires (**90**, p. 439), mais sa régularité et l'allure invariable du déplacement qu'elle détermine révèlent une origine aneurale. Pour déceler cette origine par la seule inspection, *l'uniformité des déplacements dans l'espace équivaut à la durée constamment égale des révolutions dans le temps.*

Il est intéressant de remarquer que la propagation du mouvement d'un bout à l'autre d'une chaîne myotomique active est la preuve d'une communication physiologique entre les myotomes ; or, anatomiquement, on ne connaît pas d'anastomoses entre les segments musculaires. La physiologie fournit donc ici encore l'indication d'une recherche morphologique à effectuer.

B) *Les combinaisons du double mouvement.* — La figure 29 donne, des deux révolutions musculaires latérales, une *représentation linéaire* sur deux lignes parallèles, chaque contraction d'une bande myotomique étant marquée à la place fixée par son rythme sur la ligne qui lui correspond. La contraction G se répète à 8 temps d'intervalle, tandis que la D se reproduit au bout de 9 temps ; chacune d'elles est réunie par un trait à la plus proche du côté opposé. Le cycle commence après la conjonction ; il comprend 8 renouvellements de la contraction D, dont la révolution est la plus longue, et 9 renouvellements de la contraction G, qui a la révolution la plus courte. La contraction D, dans son retard pro-

Fig. 29. — Représentation linéaire des rythmes différents D et G : C, conjonction ; GD, boiterie gauche droite ; B.e, balancement égal ; DG, boiterie droite gauche (94).

gressif, se trouve, après le balancement égal D^4 G^5, plus près de la contraction G suivante que de la précédente et s'associe avec elle en la boiterie DG (5-6) inverse de la première (1-1).

Sur le tableau de la figure 30, la différence entre les rythmes est la même que sur la figure 29, mais la contraction G, la plus rapide, est ici considérée comme fixe ; la contraction D, à chacune de ses répétitions s'éloigne d'une case, c'est-à-dire

Les combinaisons motrices	Les 8 temps des révolutions G.							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1	DG							
2	G →	D.						
3	G →	→	D.					
4	G →	→	→	D.				
5	G				D			
6	G					D ←	←	←
7	G.						D ←	←
8	G.							D
9	G.							

FIG. 30. — Tableau de marche des contractions G et D. — G, dont la révolution est la plus courte et dure 8 temps, est supposée fixe ; D, qui a une révolution de 9 temps, recule d'une case à chaque répétition ; DG^1, conjonction ; $G\text{-}D^2$ à ^{4}, $D\text{-}G^7$ à ^{9}, boiteries ; $G\text{-}D\text{-}G^5$ et ^{6}, balancement égal (94).

d'un temps. Le cycle des combinaisons motrices comprend huit attitudes différentes du mouvement D vis-à-vis du mouvement G, qui se renouvelle neuf fois pendant que le premier se répète huit fois seulement. Après le « balancement égal » (case G^6) la contraction D s'associe avec la contraction G suivante dont elle est maintenant plus rapprochée. On suit aisément sur le tableau, sans autre explication, la série des combinaisons motrices.

La succession de ces attitudes de double mouvement, donnée théoriquement par les diagrammes, se trouve réalisée dans la nature, en milieu constant, avec une telle précision,

une telle régularité, qu'on peut prévoir à coup sûr la marche des événements. Lorsqu'on a reconnu l'allure et le sens des changements, il n'est plus besoin d'avoir recours au chronomètre ou au métronome pour s'assurer de la périodicité des révolutions musculaires : l'exécution à temps des combinaisons prévues prouve mieux que ne pourrait le faire un instrument enregistreur la constance des deux rythmes.

Principe posé pour déceler par la seule observation des mouvements la durée relative des révolutions : au sortir d'un balancement égal (B. *e.*) le premier terme d'une boîterie désigne toujours la révolution la plus longue ; au contraire, au sortir d'une conjonction (C) le premier terme d'une boîterie désigne toujours la révolution la plus courte (fig. 29).

La combinaison la plus curieuse des mouvements est incontestablement la « *conjonction* » ; elle n'aboutit à l'immobilité totale de l'embryon qu'au début de la motilité ; plus tard, la coïncidence des contractions droite et gauche empêche les déplacements latéraux, mais détermine un soulèvement de la tête, accompagné d'une ensellure du tronc, que j'ai nommé « *cabrement* ». Cette attitude est normale dans le cycle ; elle se répète d'une manière régulière ; c'est donc à tort que PATON (1907) la considère comme un « mouvement préagonique ». La coïncidence des contractions peut être incomplète et ne provoquer qu'une diminution d'ampleur de la flexion latérale, qui prend alors l'allure d'un mouvement de *circumduction.*

4°) *L'irritabilité du muscle aneural.*

1920. **(11)** *L'irritabilité des myotomes par les agents mécaniques, au temps de la contraction aneurale rythmée, chez les embryons de Sélaciens (Scylliorhinus canicula* L. GILL). Soc. Biologie, t. LXXXIII, p. 1029 (Voir aussi 1921 n° **90**).

Dans le chapitre d'Embryologie expérimentale, j'ai montré l'influence de certains facteurs externes, température **(79)**, eau de mer **(83)**, sur l'embryon aneural (v. p. 62); mais j'ai de plus exploré directement les bandes myotomiques à l'aiguille, ainsi

que les différentes régions du corps ; voici les résultats que j'ai obtenus :

Les myotomes fonctionnels sont les seules parties du corps qui se montrent irritables ; ils ne le sont qu'à une piqûre directe.

La piqûre légère d'une bande musculaire provoque une accélération des contractions rythmées, *limitée à la seule chaîne myotomique excitée.*

Une piqûre profonde cause une *contracture localisée* au point déchiré et une accélération du rythme dans le reste de la bande musculaire. Cependant, si la piqûre profonde est faite à l'endroit de la contraction initiale, la contracture de cette région empêche, jusqu'au moment de sa détente, le renouvellement périodique de la contraction rythmée.

La contracture, due à une déchirure profonde, ne se propage pas ; mais l'excitation qui l'a provoquée se propage et détermine un *affolement clonique* et *passager* du muscle.

La conduction de l'excitation n'est pas le fait d'une onde de contraction; elle est plus rapide que la propagation de l'onde, et la détermine ; elle est une propriété spéciale de tout muscle aneural qui est *à la fois automatique et conducteur.* Quand on pique la partie postérieure active d'une bande musculaire, c'est toujours le « myotome initiateur » qui répond le premier. Il est intéressant de rapprocher des muscles spinaux de *Scylliorhinus* le myocarde de *Limulus*. Celui-ci est à la fois conducteur et automatique pendant la période embryonnaire (Carlson et Meeck, 1908), mais il ne possède à l'état adulte ni automatisme, ni conductivité.

L'effet d'une excitation mécanique est toujours accélérateur, *jamais inhibiteur.*

5°) *Les preuves expérimentales de l'origine exclusivement musculaire des premiers mouvements.*

1917. (68) *L'automatisme des premiers mouvements du corps chez les Sélaciens* (*Scylium canicula*, Cuv.). Acad. Sciences, t. CLXV, p. 369. — 1918. (38) *La disjonction des fonctions nerveuse et musculaire à l'époque de l'automatisme latent, chez les embryons de Sélaciens.* Id., t. CLXVII, p. 86. — 1920. (74) *La con-*

traction aneurale rythmée des myotomes, chez les embryons de Sélaciens. Présentation d'embryons vivants. Expérimentation. Coupes histologiques, en série, d'opérés du système nerveux. Congrès de Physiologie, Paris. — **(92)** *La reprise du double battement rythmé, du type musculaire primitif, et d'origine aneurale, après l'ablation des centres bulbo-médullaires chez les embryons de Scylliorhinus canicula. (Avec démonstration.)* Congrès des Anatomistes Paris, p. 94-96. — 1921. **(94)** *Le mouvement sans nerf.* Journal de Psychologie, p. 354-388, fig. 7.

Dans ces diverses publications et par des démonstrations appropriées, j'ai confirmé les résultats de l'observation. J'ai pratiqué l'ablation du bulbe et de la moelle à diverses époques du mouvement, soit à la période primitive des contractions indépendantes, soit pendant la phase de coordination nerveuse ; cette ablation a bien été complète, ainsi qu'en font foi les coupes histologiques des embryons opérés. Cependant l'embryon, démédullisé et laissé dans l'eau de mer, reprend au bout de quelques heures ses contractions et celles-ci sont du type musculaire aneural, c'est-à-dire que chaque bande musculaire bat pour son propre compte, avec son rythme particulier.

Il est intéressant de constater que, si l'extirpation des centres est pratiquée à un âge avancé, quand les mouvements de balancement coordonné sont interrompus par des arrêts fréquents, chacune des bandes musculaires latérales, libérée du système nerveux, reprend, avec un rythme qui lui est propre, le mouvement de type musculaire aneural qu'elle avait perdu. Les muscles spinaux conservent ainsi *jusqu'à la moitié de la vie ovulaire* (stade O de Balfour) leur pouvoir de contraction autonome, bien que celui-ci soit annihilé et rendu *latent* chez l'animal normal par le système nerveux.

De tels résultats semblent décisifs. D'autres sont aussi probants et ont l'avantage d'être plus faciles à obtenir. Ils proviennent de l'exploration de l'animal à l'aide d'une aiguille, au stade primitif des contractions rythmées. J'en ai donné plus haut les conclusions (p. 123).

L'origine exclusivement musculaire des premiers mouvements de *Scylliorhinus* est encore démontrée par le sectionnement, en plusieurs parties, de l'une des chaînes myoto-

miques latérales ; car chacun des tronçons isolés bat pour son compte, avec un rythme qui lui est propre. Si le fonctionnement de chacune des bandes musculaires était alors réglé par l'intervention précoce du système nerveux, celui-ci, qui est indemne de lésion, devrait coordonner en un mouvement d'ensemble les battements particuliers de chaque tronçon et conserver aux déplacements le caractère d'une ondulation propagée.

Enfin, il est possible de disjoindre les fonctions musculaires et nerveuse par d'autres procédés qu'une intervention opératoire, tout au début de la liaison neuro-musculaire. Les moyens d'y parvenir sont : 1° l'emploi du curare ; 2° une élévation de température au-dessus de 23° C, qui paralyse les nerfs avant les muscles ; 3° l'ouverture simple de la coque dans l'eau de mer, qui détermine une longue période agonique, au cours de laquelle l'activité des centres nerveux, plus vulnérables, cesse plus tôt que celle des muscles **(68)**.

Par l'expérimentation, comme par l'observation minutieuse des mouvements, nous aboutissons donc à la conclusion ferme que les premiers battements rythmés de *Scylliorhinus canicula* sont d'origine exclusivement musculaire.

6°) *Les premiers effets de l'activité nerveuse sur les mouvements du corps.*

1918. **(66)** *Le début de l'intervention nerveuse et la position du problème expérimental dans l'automatisme locomoteur embryonnaire des Sélaciens.* Soc. Biologie, t. LXXXI, p. 534. — **(67)** *L'apport du système nerveux à l'automatisme de l'appareil locomoteur, chez les embryons de Sélaciens.* Soc. Biologie, t. LXXXI, p. 585. — 1921. **(95)** *Sur l'existence d'un dualisme nerveux transitoire au début de la liaison neuro-musculaire chez les Sélaciens.* Acad. Sciences, t. CLXXIII, p. 174. — **(96)** *Les premiers effets de l'activité nerveuse sur les mouvements du corps des Sélaciens (Scylliorhinus canicula* L. Gill). Congrès de Rouen de l'A. F. A. S. août 1921. — 1922. **(101)** *Les premières manifestations de la coordination nerveuse sur les muscles du corps des Sélaciens Scylliοïdiens.* Acad. Sciences, t. CLXXV, p. 61.

Je ne reviendrai pas ici sur la description générale de l'évolution que présentent les mouvements sous l'influence nerveuse (v. p. 92). J'insisterai seulement sur quelques points particuliers.

Paton, en 1907, tout en notant (p. 576) que le fonctionnement nerveux ne peut exister sans la fibrillation des fibres nerveuses

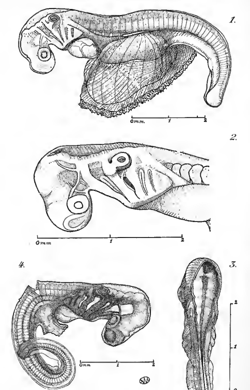


Fig. 31. — Aspects d'embryons de *Scylliorhinus canicula* L. Gill aux phases K^1 et K^2 du premier stade de coordination neuro-musculaire (K de Balfour) : 1, phase K^1 au début ; 2, fin de la phase K^1 ; 3 et 4, milieu de la phase K^2 chez le même embryon : 3, vue dorsale du 4e ventricule ; 4, aspect général par transparence (les 6e myotomes post-branchiaux droit et gauche ont été sectionnés) (100).

conclut d'abord à la valeur fonctionnelle de la liaison protoplasmique primitive neuro-musculaire (p. 573). Il y avait là contradiction et c'est plus tard en 1911 qu'il reconnut aux muscles une « motilité générale » et autonome sans apercevoir du reste les rythmes spéciaux du muscle et des centres nerveux, ni le moment physiologique de la liaison neuro-musculaire. Dans l'évolution du mouvement, les premiers indices de l'intervention nerveuse (2e moitié du stade I et début du stade K) coïncident, d'après les mesures de longueur données par PATON pour *Scyllium canicula*, avec le moment où cet auteur a réussi à imprégner les premiers nerfs spinaux. *La fibrillation d'un nerf serait donc* la marque *histologique de son pouvoir fonctionnel* (**66**).

L'excitation nerveuse est double à son début : *elle agit séparément à droite et à gauche.* Elle vient troubler le rythme musculaire aneural, régulier en milieu constant, et c'est par les altérations de ce rythme qu'elle manifeste ses effets. Mais, que ces altérations soient *légères*, — déterminant seulement, par exemple, des inversions brusques du sens dans lequel se déroulent les attitudes bilatérales du mouvement sans nerf ou *graves*, — provoquant une précipitation tout à fait inusitée d'un des battements droit ou gauche pendant que l'autre continue son rythme normal, elles n'en sont pas moins *rythmées. L'intervention nerveuse change le rythme, mais ne cause pas d'arythmie.* Les modifications du rythme peuvent être tellement profondes qu'elles engendrent, au moment où elles se produisent, un état passager d'affolement ; mais, si l'on enregistre les phénomènes à leur plus haut degré d'intensité, on observe encore une véritable périodicité (**95-96**). En période de coordination nerveuse, nous avons vu que s'installe un *rythme nerveux discontinu* ; la durée de ce rythme, qui associe les deux mouvements droit et gauche en un « balancement égal », est, dans les mêmes conditions de milieu, d'un tiers environ plus courte que celle du rythme musculaire (**96**).

Même à la phase de l'automatisme nerveux (K^2) on voit

survenir, à de rares intervalles, quelques attitudes aneurales, telles que des claudications, des conjonctions, et des modifications unilatérales des mouvements (accélérations, ralentissements ou arrêts), qui s'intercalent inopinément entre les séries d'oscillations rythmées. On voit de plus survenir, au

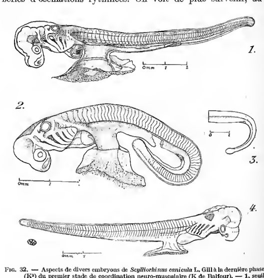


Fig. 32. — Aspects de divers embryons de *Scylliorhinus canicula* L. Gill à la dernière phase (K^3) du premier stade de coordination neuro-musculaire (K de Balfour). — 1, seuil de la phase K^3 ; 2, milieu de la phase K^3 ; 3, aspect, sur le vivant, de la partie postérieure de l'embryon 2 ; 4, seuil du stade L de Balfour (100).

seuil de l'étape K^3, quelques inégalités de vitesse et d'ampleur qui atteignent au même titre les deux côtés; et l'on assiste, en outre, en cas d'arrêt prolongé d'un mouvement, à une exécution rythmée du côté opposé, dont la période est celle qui existerait si le balancement bilatéral continuait de se produire. Ces faits démontrent que la sériation en phases distinctes, d'une évolution continue ne doit pas être prise dans

le sens d'une limitation catégorique et tranchée des phénomènes ; les modes successifs du fonctionnement ne s'éliminent pas les uns les autres ; ils coexistent au cours de la même période, mais ils se manifestent à des moments différents. De plus, leur fréquence et leur netteté varient suivant qu'ils sont à leur début, en état de pleine activité ou sur le point de disparaître. Pour caractériser une phase, l'apparition d'un signe nouveau et la fréquence de sa répétition ont paru plus importantes que sa durée.

Je ne pense pas que l'automatisme nerveux doive être considéré, de même que l'automatisme musculaire, comme un fonctionnement *transitoire*, contemporain d'un certain stade de la différenciation ; car le balancement alternatif et ondulant s'observe encore à certaines périodes tardives du développement et se retrouve dans la nage des adultes. La capacité qu'ont les Sélaciens « spinaux » (Polimanti, 1911) d'exécuter des mouvements rythmés serpentiformes de la queue, mouvements de balancement bilatéral interrompus, comme chez les embryons, par des périodes de repos complet, est en faveur de la persistance chez l'adulte du mécanisme nerveux automatique primitif. Il est seulement dominé la plupart du temps par les manifestations d'associations nerveuses multiples et de réflexes variés **(96)**.

7°) *L'évolution du mouvement nerveux au delà de la période de liaison neuro-musculaire.*

1918. (67) *L'apport du système nerveux à l'automatisme de l'appareil locomoteur chez les embryons de Sélaciens.* Soc. Biologie, t. LXXXI, p. 585. — 1920. (70) *La conduction médullaire chez les Sélaciens (Scylliorhinus canicula* L. Gill.) *et la fonction présumée des cellules géantes dorsales de* Rohon-Beard. Acad. Sciences, t. CLXX, p. 1082.

Les mouvements deviennent avec l'âge de plus en plus variables et complexes, changeant même d'aspect au cours de la propagation de l'onde. Les muscles, à partir du stade M. de Balfour, exécutent, en plus de la contraction clonique rapide qui détermine le mouvement ondulant, une contraction *tonique*, lente à

parvenir à son maximum, mais durable. A la fin du stade K et pendant le stade L, on peut provoquer cette contraction tonique, mais seulement *par excitation directe du muscle*, et ce n'est que plus tard qu'elle est soumise à l'influence nerveuse. On l'obtient alors expérimentalement par voie réflexe, au moyen de stimulations produites en dehors des zones musculaires (**70**).

Quand la sensibilité tactile cutanée est bien établie, l'animal devient *hyperexcitable* ; le moindre heurt de son corps contre la coque arrête l'ondulation et provoque une contracture.

On détermine, en période nerveuse, par le choc de la tête une *inhibition réflexe*, ce que l'on ne pouvait produire en période aneurale.

8°) *Une fonction nerveuse transitoire : la propagation du mouvement ondulant par les cellules de* Rohon-Beard.

1920. (**69**) *La propagation du mouvement ondulant des muscles du squelette, chez les embryons avancés de Sélaciens (Scylliorhinus canicula* L. Gill*)*. Acad. Sciences, t. CLXX, p. 958. — (**70**) *La conduction médullaire chez les Sélaciens et la fonction présumée des cellules géantes dorsales de* Rohon-Beard. Id., p. 1082.

Les faits ont déjà été indiqués (p. 94). Aussi je m'attacherai surtout à exposer les moyens techniques employés et les idées théoriques qui ont suggéré leur intervention. Braus (1911) a constaté que l'excitation d'une seule racine ventrale détermine chez les Sélaciens adultes la contraction de 6 à 7 myotomes. Muller (1913), étudiant le développement des plexus nerveux chez *Acanthias*, a montré comment la disposition en zigzag des myotomes permet à un nerf de pénétrer la partie médio-ventrale de muscles placés à 6 et 7 myotomes de son origine radiculaire. Ces constatations expliquent comment on peut enlever 6 métamères nerveux de la moelle sans que le segment postérieur se trouve isolé physiologiquement du segment antérieur.

Cependant, comment se fait-il que la contraction du pre-

mier myotome de ce segment postérieur détermine à son tour le jeu des centres nerveux contenus dans le tronçon de moelle qu'il contient ? Les relations des « cellules géantes dorsales de Beard » peuvent l'expliquer ; leurs prolongements périphériques, de nature sensitive, se distribuent aux myotomes et l'on doit estimer que leur axone funiculaire est relié aux neurones moteurs du même côté. L'expérience des résections médullaires, en démontrant la *nécessité de relais myotomiques successifs pour la transmission de l'onde propagée*, éclaire le rôle jusqu'à présent obscur de ces cellules.

Mais en admettant que les axones des cellules géantes se rendent aux neurones moteurs, établissant ainsi, alors que fait défaut la voie pyramidale, une série de connexions neuro-musculaires centripètes, étagées de la tête à l'extrémité caudale, quelle longueur devons-nous assigner aux prolongements de ces cellules ? En d'autres termes, quelle est l'étendue de la conduction médullaire ? J'ai tenté de répondre à cette question par un artifice de technique. On sait (v. p. 130) que la contraction tonique des myotomes peut être provoquée directement au stade L, à un moment où elle n'est pas obtenue de manière réflexe ; j'ai profité de ce moment pour immobiliser un certain nombre de myotomes d'un ou des deux côtés par l'action d'un léger courant électrique, et observer si, *malgré l'impuissance où ces muscles se trouvent de réagir à l'influx nerveux, la propagation du mouvement clonique s'effectue encore en arrière d'eux par la seule conduction médullaire.* Le resserrement tonique atteint son maximum en 3 à 6 secondes, puis, toute excitation cessante, se maintient pendant 1 à 4 et parfois 6 minutes. Le corps se courbe localement en U, mais l'oscillation générale clonique persiste et l'on a tout le temps d'examiner si, d'un côté à l'autre du bloc contracturé, la transmission nerveuse s'effectue.

Les résultats sont concordants : il faut la contraction tonique de 15 myotomes pour arrêter la transmission médullaire ; si la contraction tonique de 15 myotomes n'est provoquée que

d'un seul côté, la propagation du mouvement ondulant subsiste de l'autre côté.

La conduction de la moelle, au début de la liaison neuromusculaire ne dépasse donc pas 15 métamères (70). Elle est même beaucoup moindre si on analyse de plus près les résultats ; car, de ces 15 métamères, il faut enlever les 6 métamères qu'une racine motrice couvre en s'épanouissant sur 6 myotomes (BRAUS, MULLER). Il reste donc acquis que *le système sensible musculo-neural des cellules géantes s'étend sur une longueur d'environ* 9 *métamères.*

B) ***Batoidei.*** **Étude des *Raiidæ : Raia punctata* Risso Le Danois, *Raia asterias* Rond. Le Danois.**

1922. **(110).** Le mouvement sans nerf et le mouvement nerveux des embryons de *Raiidæ*. Acad. Sciences, t. CLXXV, 16 octobre.

Dans la sous-classe des Plagiostomes les ordres des *Selachoidei et* des *Batoidei* forment un groupe très homogène dont les processus de développement peuvent être ordonnés dans une même sériation. Il est donc à présumer que les embryons de ces animaux qui se développent dans des conditions de milieu presque identiques (œufs pondus isolément dans la mer) possèdent des fonctions semblables. Cette hypothèse a été vérifiée chez les Raies. *Raia punctata* et *Raia asterias* présentent, avec quelques variantes, le mouvement sans nerf et les étapes physiologiques de la liaison neuro-musculaire de *Scylliorhinus.* Le caractère particulier des manifestations réside dans la durée presque égale, et parfois la même pendant plusieurs heures, des rythmes aneuraux droit et gauche, de sorte que la même attitude (le plus souvent une légère boiterie) se maintient longtemps sans changement ; mais si l'on excite mécaniquement l'une des bandes myotomiques latérales, on détermine un renouvellement rythmé plus rapide de ses contractions et l'exécution des mêmes cycles d'attitudes bilatérales successives que l'on constate chez *Scylliorhinus*. Le mouvement nerveux est caractérisé comme chez les Scylliidæ, par un « balan-

cement égal » interrompu par des arrêts. L'action nerveuse se manifeste ainsi : 1° par une *excitation coordonnée des deux bandes musculaires latérales à intervalles égaux,* 2° par une *inhibition intermittente* qui fait cesser tout déplacement. Contrairement à ce qui se passe chez *Scylliorhinus,* les arrêts sont rares et brefs et le mécanisme nerveux automatique fonctionne sans interruption pendant de longues périodes de temps.

— — ——

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PAR ORDRE DE DATE (1)

(1887) 1. Contribution à l'étude de l'anatomie du coude. *Bulletin de la Société Anatomo-Clinique de Lille*, 32 p., 3 fig.

(1899) 2. Etude clinique et expérimentale de la luxation latéro-cubitale de l'auriculaire. Thèse de Doctorat en Médecine, 43 p., 3 fig.

(1903) 3. Influence du système nerveux sur l'Ontogenèse des membres. *Acad. Sciences*, t. CXXXVII, p. 131.

4. Sur la régénération, chez les Amphibiens, des membres postérieurs et de la queue, en l'absence du système nerveux. *Acad. Sciences*, t. CXXXVII, p. 761.

(1904) 5. Sur la position des centres nerveux réflexes de la queue chez les larves d'Anoures. I. Etude expérimentale. *Soc. Biologie*, t. LVI, p. 581.

6. Sur la limite des zones périphériques d'innervation réflexe des centres nerveux dans la queue des Urodèles. *Soc. Biologie*, t. LVI, p. 583.

7. Sur la régénération des membres postérieurs chez l'Axolotl adulte, après ablation de la moelle lombo-sacrée. *Soc. Biologie*, t. LVI, p. 725.

8. Sur la valeur comparée des tissus de la queue au point de vue de la régénération chez les larves d'Anoures et sur l'absence possible de cette régénération. *Acad. Sciences*, t. CXXXIX, p. 432.

---

(1) Cette liste ne comprend que des travaux originaux.

9. Sur l'existence d'une irritabilité excito-motrice primitive indépendante des voies nerveuses chez les embryons de Batraciens. *Soc. Biologie*, t. LVII, p. 645.

(1905) 10. Sur le développement des larves d'Anoures après ablation nerveuse totale. *Soc. Biologie*, t. LVIII, p. 1023.

11. Nouvelles recherches sur la sensibilité primitive des Batraciens. *Soc. Biologie*, t. LIX, p. 58.

12. Sur le développement de la contractilité musculaire dans les myotomes encore dépourvus de liaison nerveuse réflexe. *Soc. Biologie*, t. LIX, p. 60.

13. Sur l'établissement des fonctions nerveuses chez les Urodèles. *Soc. Biologie*, t. LIX, p. 168.

14. Sur le développement de la moelle caudale chez les larves d'Anoures, *Soc. Biologie*, t. LIX.

15. Sur la métamorphose de *Salamandra Maculosa* Laur. dans les régions privées du système nerveux médullaire. Comptes rendus *Soc. Biologie*, t. LIX, p. 407.

16. Sur l'ordre d'apparition des orteils et le premier développement des membres chez les Anoures. *Soc. Biologie*, t. LIX, p. 576.

17. Sur la régression de la queue en l'absence des centres médullaires chez *Rana Viridis*. *Soc. Biologie*, t. LIX, p. 578.

18. Essai de sériation en stades successifs des derniers temps de la vie larvaire chez les Anoures, d'après les caractères morphologiques des membres postérieurs. *Soc. Biologie*, t. LIX, p. 690.

19. Sur l'indépendance de la métamorphose vis-à-vis du système nerveux chez les Batraciens. *Acad. Sciences*, t. CXLI, p. 1262.

(1906) 20. Sur l'accomplissement régulier des fonctions de nutrition, des processus d'ontogenèse, de régénération et de métamorphose, chez des larves d'*Alytes*, en l'absence d'une grande étendue de la moelle. *Soc. Biologie*, t. LX, p. 70.

21. La métamorphose de *Salamandra maculosa* LAUR. en dehors de la moelle et des ganglions spinaux. Etude histologique. *Soc. Biologie*, t. LX, p. 73.
22. Sur la distribution partielle des racines motrices aux ganglions spinaux chez les Batraciens. *Soc. Biologie*, t. LX, p. 214.
23. Sur l'anatomie topographique des ganglions spinaux et l'origine des nerfs dorsaux chez les Batraciens. *Soc. Biologie*, t. LX, p. 216.
24. De l'influence des eaux radio-actives de Plombières sur la croissance et la métamorphose des têtards de *Rana viridis*. *Soc. Biologie*, t. LX, p. 295.
25. Sur le passage à travers les ganglions spinaux de faisceaux provenant des racines motrices et se rendant aux nerfs dorsaux chez les Batraciens. *Acad. Sciences*, t. CXLII, p. 348.
26. Influence d'une faible quantité d'émanation du radium sur le développement et la métamorphose des Batraciens. *Acad. Sciences*, t. CXLIII, p. 1259.

(1907) 27. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens Anoures. I. Influence d'un milieu chargé d'acide carbonique. *Soc. Biologie*, t. LXII, p. 1106.

28. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens Anoures. II. Le manque de respiration pulmonaire. *Soc. Biologie*, t. LXII, p. 1154.
29. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens Anoures III. La circulation caudale. *Soc. Biologie*, t. LXIII, p. 57.
30. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens Anoures. IV. Le fonctionnement variable des branchies et la théorie de l'asphyxie. *Soc. Biologie*, t. LXIII, p. 85.
31. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens Anoures. V. L'ablation de la membrane operculaire

et la sortie prématurée des pattes antérieures. *Soc. Biologie*, t. LXIII, p. 170.

32. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens Anoures. VI. La mise des larves hors de l'eau. *Soc. Biologie*, t. LXIII, p. 257.

33. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens Anoures. VII. La marche anormale des phénomènes chez les têtards mis hors de l'eau et les larves en inanition. *Soc. Biologie*, t. LXIII, p. 403.

34. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens Anoures. VIII. La formation des « Spiracula complémentaires ». *Soc. Biologie*, t. LXIII, p. 439.

35. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens. IX. L'adaptation au milieu. *Soc. Biologie*, t. LXIII, p. 521.

36. Essai sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens. Comptes rendus de l'*Association Française pour l'Avancement des Sciences*. Congrès de Reims, p. 741-764.

(1908) 37. Sur la première circulation veineuse du Cyprin doré (*Carassius Auratus* L). *Acad. Sciences*, t. CXLVII, p. 85.

38. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens. X. Une demi-métamorphose expérimentale. *Soc. Biologie*, t. LXV, p. 415.

39. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens. XI. Les caractères anatomiques du demi-Amblystome à branchies. *Soc. Biologie*, t. LXV, p. 549.

40. Sur la présence à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) du *Discoglossus pictus*. Otth. *Bulletin Soc. Zoologique de France*, t. XXXII, n° 3, p. 54.

41. Sur une forme intermédiaire entre l'Axolotl et l'Amblystome. Comptes rendus de *l'Association Française pour l'Avancement des Sciences*. Congrès de Clermont-Ferrand, p. 562-573.

(1910) 42. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens. XII. L'évolution du vomer et du ptérygo-palatin chez *Amblystoma tigrinum*. *Soc. Biologie*, t. LXVIII, p. 178.

43. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens. XIII. La disparition du palatin et la transformation du vomer chez *Salamandra maculosa* LAUR. *Soc. Biologie*, t. LXVIII, p. 300.

44. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens. XIV. Les variations de l'appareil voméro-ptérygo-palatin chez l'Axolotl en dehors de la métamorphose et chez l'Amblystome branchié. *Soc. Biologie*, t. LXVIII, p. 419.

45. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens. XV. La structure dissemblable de la base du crâne chez les Protritonidés et les Urodèles. *Soc. Biologie*, t. LXVIII, p. 1081.

46. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens. XVI. Les changements de rapport, le fonctionnement et la constitution de l'arc voméro-ptérygo-palatin chez les larves de *Salamandridæ*. *Soc. Biologie*, t. LXVIII, p. 617.

47. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens XVII. La valeur phylogénétique de l'arc ptérygo-palatin chez les larves d'Urodèles. *Soc. Biologie*, t. LXIX, p. 78.

48. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens. XVIII. L'origine des Urodèles. *Soc. Biologie*, t. XLIX, p. 173.

49. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens XIX. Le recul impossible du bassin chez *Branchiosaurus amblystomus* CREDNER. *Soc. Biologie*, t. LXIX, p. 226.

(1911) 50. La distribution cutanée des organites latéraux chez la larve d'*Alytes obstetricans*. *Soc. Biologie*, t. LXX, p. 1051, 2 figures.

51. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens. XX. La régression de la queue en dehors du système nerveux latéral, chez *Alytes obstetricans*. *Soc. Biologie*, t. LXXI, p. 3.

52. Sur l'absence de réaction motrice à la suite d'excitations artificielles du système nerveux latéral chez les têtards d'Anoures. *Soc. Biologie*, t. LXXI, p. 100.

(1912) 53. Le mécanisme de l'éclosion chez la Truite arc-en-ciel. *Soc. Biologie*, t. LXXII, p. 724.

54. Les enveloppes protectrices de l'œuf et le mécanisme de l'éclosion chez l'Axolotl (*Amblystoma trigrinum*). *Soc. Biologie*, t. LXXII, p. 799.

55. Le déterminisme de l'éclosion chez le Cyprin doré (*Carassius auratus* L.). *Soc. Biologie*, t. LXXIII, p. 70.

(1913) 56. Le court-circuit cardio-veineux circumpéricardique chez l'embryon d'Axolotl. *Bull. de la Société Zoologique de France*, vol. 38, p. 65-67.

(1914) 57. Les anastomoses entre l'aorte et les veines cardinales chez l'embryon d'Axolotl (*in* « La circulation embryonnaire de l'Axolotl par » F. Houssay. *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. LIV, 101-109, 2 fig.).

58. Sur le mode des premiers mouvements et leur valeur pour la sériation des embryons chez les Vertébrés inférieurs. *Soc. Biologie*, t. LXXVI, p. 188.

59. Les artères hyoidiennes antérieure et postérieure et l'artère mandibulaire de la Truite au moment de l'éclosion. *Bull. de la Soc. Zoologique de France*, vol. XXXIX, p.65.

60. Sur le déterminisme des premiers mouvements et spécialement leur adaptation au volume et à la forme de l'œuf chez les Vertébrés inférieurs. *Soc. Biologie*, t. LXXXVI, p. 256.

61. Les premiers stades du mouvement chez l'Axolotl (*Amblystoma tigrinum.*) *Soc. Biologie*, t. LXXXVI, p. 303, 14 figures.

(1917) 62. Sur les principes d'une méthode pratique de sériation embryonnaire. *Soc. Biologie*, 2 juin 1917, p. 532.

63. L'automatisme des premiers mouvements du corps chez les Sélaciens (*Scyllium canicula* Cuv.). *Acad. Sciences*, t. CLXV, p. 369.

64. La gastrula des Sélaciens (*Scyllium canicula* Cuv.). *Acad. Sciences*, t. CLXV, p. 411.

(1918) 65. Les mouvements et la sensibilité embryonnaires des Sélaciens (*Scyllium canicula* Cuv.). *Bull. de la Société Zoologique de France*, t. XLIII, p. 42.

66. Le début de l'intervention nerveuse et la position du problème expérimental dans l'automatisme locomoteur embryonnaire des Sélaciens. *Soc. Biologie*, t. LXXXI, p. 534.

67. L'apport du système nerveux à l'automatisme de l'appareil locomoteur, chez les embryons de Sélaciens. *Soc. Biologie*, t. LXXXI, p. 585.

68. La disjonction des fonctions nerveuse et musculaire à l'époque de l'automatisme latent, chez les embryons de Sélaciens (*Scyllium canicula* Cuv.). *Acad. Sciences*, t. CLXVII, p. 86.

(1920) 69. La propagation du mouvement ondulant des muscles du squelette, chez embryons avancés de Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill). *Acad. Sciences*, t. CLXX, p. 958.

70. La conduction médullaire chez les Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill) et la fonction présumée des cellules géantes dorsales de Rohon-Beard. *Acad. Sciences*, t. CLXX, p. 1082.

71. L'irritabilité des myotomes par les agents mécaniques, au temps de la contraction aneurale rythmée, chez les embryons de Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill). *Soc. Biologie*, t. LXXXIII, p. 1029.

72. Les difficultés techniques et les erreurs d'interprétation

dans l'étude de l'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens. *Soc. Biologie*, t. LXXXIII, p. 1212.

73. Les fonctions spéciales de l'embryon chez les Vertébrés anamniotes (communication verbale). *Congrès de Physiologie*, Paris, 19 juillet 1920.

74. La contraction aneurale rythmée des myotomes chez les embryons de Sélaciens. Présentation d'embryons vivants. Expérimentation. — Démonstration de préparations histologiques d'embryons de *Scylliorhinus canicula* L. Gill, dont la reprise des mouvements a été constatée après ablation médullaire. *Congrès de Physiologie*, Paris, 16-20 juillet 1920.

75. La propagation nerveuse du mouvement ondulant et la conduction de la moelle, aux premiers temps de la liaison neuro-myotomique, chez *Scylliorhinus canicula.* Démonstration. *Congrès de Physiologie.* Paris, 16-20 juillet 1920.

76. L'époque d'apparition et le mode d'extension de la sensibilité à la surface du tégument chez les Vertébrés anamniotes. *Acad. Sciences*, t. CLXXI, p. 408.

77. Les rapports de l'irritabilité ectodermique aneurale avec les fonctionnements musculaire et nerveux chez les embryons d'Amphibiens. *Acad. Sciences*, t. CLXXI, p. 583.

78. La conduction aneurale de l'ectoderme chez les embryons d'Amphibiens. *Acad. Sciences*, t. CLXXI, p. 680.

79. L'irritabilité par la température des myotomes de Sélaciens, au temps de la contraction rythmée aneurale. Congrès de Strasbourg de l'*Association Française pour l'Avancement des Sciences.*

80. Les caractères anatomiques externes des embryons de *Scylliorhinus canicula* L. Gill, pendant les premiers stades du mouvement. Comptes rendus du Congrès de Strasbourg de *l'Association Française pour l'avancement des Sciences*, 3 fig.

81 Les fonctions embryonnaires des appareils de relation chez les Vertébrés anamniotes. *Acad. des Sciences*, t. CLXXI, p. 927.

82. L'apparition et le mode primitif des battements du cœur chez les Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill). *Soc. Biologie*, t. LXXXIII, p. 1259.

83. Les effets de l'eau de mer sur les myotomes et le cœur des jeunes embryons de Sélaciens (*Scylliorhinus canicula*, L. Gill). *Soc. Biologie*, t. LXXXIII, p. 1391.

84. La valeur comparée et le déterminisme des signes principaux de la contraction myotomique aneurale observée chez les embryons de Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill). *Acad. Sciences*, t. CLXXI, p. 1806.

85. Les divers aspects des mouvements rythmés du corps pendant la phase aneurale des contractions myotomiques chez les embryons des Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill). *Bulletin Société Zoologique de France*, t. XLV, n°s 8 et 9, p. 282-291, 292-298, 3 fig.

86. L'influence de la température sur le fonctionnement des chaînes myotomiques aneurales des Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill). *Soc. Biologie*, t. LXXXIII, p. 1467.

87. L'embryon de *Scylliorhinus canicula* L. Gill considéré comme animal de laboratoire. *Bull. Société Zoologique de France*, t. XLV, n° 10, p. 331-339.

88. La formation du cerveau et l'ordre d'apparition des neuromères encéphaliques chez *Scylliorhinus canicula* L. Gill, Comptes rendus Soc. *Biologie*. t. LXXXIII, p. 1622, 9 fig.

(1921) 89. La neuromérie du cerveau chez les Sélaciens et le problème de la métamérisation de la tête. *Soc. Biologie*, t. LXXXIV, p. 191.

90. La contraction rythmée aneurale des myotomes chez les embryons de Sélaciens. I. Observation de *Scylliorhinus canicula* L. Gill. Thèse de Doctorat ès sciences, Paris,

19 janvier 1921. *Archives Zool. exp. et gén.* t. LX, fasc. 4, 222-459, pl. VII, 39 fig. texte.

91. La place de la cavité gastrulaire et le mode de croissance du blastoderme chez les Poissons cartilagineux (avec démonstration). *Congrès des Anatomistes*, 16e Réunion, Paris, p. 87-94, 4 fig.

92. La reprise du double battement rythmé, du type musculaire primitif, et d'origine aneurale, après l'ablation des centres bulbo-médullaires chez les embryons de *Scylliorhinus canicula* (avec démonstration). *Congrès des Anatamonistes*, Paris, p. 94-96.

93. L'irritabilité aneurale de l'ectoderme décelée par le déplacement ciliaire chez *Rana temporaria*. *Acad. Sciences*, t. CLXXII, p. 934.

94. Le mouvement sans nerf. *Journal de Psychologie* XVIIIe année, no 5, p. 354-388, 7 fig.

95. Sur l'existence d'un dualisme nerveux transitoire au début de la liaison neuro-musculaire chez les Sélaciens. *Acad. Sciences*, t. CLXXIII, p. 174.

96. Les premiers effets de l'activité nerveuse sur les mouvements du corps des Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill.) Congrès de Rouen de l'*Association Française pour l'Avancement des Sciences*, août 1921.

97. La valeur de l'embryogénie pour la connaissance de la voûte palatine et la recherche de la filiation chez les Urodèles. Communication à l'Institut français d'Anthropologie, novembre 1921, l'*Anthropologie*, t. XXXI.

(1922) 98. Les rapports entre la structure de la voûte palatine et les conditions de la vie chez les Salamandridæ. Congrès de Gand de l'*Association des Anatomistes*, avril 1922.

99. L'évolution de l'appareil ptérygo-palatin chez les Salamandridæ. *Bull. de la Soc. Zoologique de France*, **14** juin.

110. Le stade K de Balfour chez les embryons de Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill.) Sa division nécessaire

aux points de vue anatomique et physiologique. *Soc. Biologie*, t. LXXXVII, 351-356, 11 fig.

101. Les premières manifestations de la coordination nerveuse sur les muscles du corps des Sélaciens Scylliοïdiens. *Acad. Sciences*, t. CLXXV, nº 1, p. 61.

102. La formation du ptérygoïde osseux définitif pendant la métamorphose des Salamandridæ (*Salamandra maculosa* Laur., *Amblystoma tigrinum* Green). *Soc. de Biologie*, t. LXXXVII, p. 585.

103. Le mode d'édification du vomer définitif au cours de la métamorphose chez les Salamandridæ. *Acad. Sciences*, t. CLXXV, p. 239.

104. Le rôle du vomer chez les Urodèles. Congrès de Montpellier de l'*Association Française pour l'Avancement des Sciences*, 24 juillet 1922.

105. Le ptérygoïde cartilagineux de *Salamandra maculosa* Laur. *Acad. Sciences*, t. CLXXV, p. 502.

106. La polarité mécanique du germe des Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill) au temps de la gastrulation. *Acad. Sciences*, t. CLXXV, p. 411.

107. La chronologie des processus de métamorphose à la voûte palatine des Urodèles. *Soc. Biologie, Réunion plénière de Marseille*, 15 Sept.

108. La voûte palatine de *Lysorophus*. *Soc. Biologie*, 14 Oct.

109. La voûte palatine des Salamandridæ, avant, pendant et après la métamorphose, suivant les conditions biologiques. *Bull. Biologique de la France et de la Belgique*, t. LVI, p. 277-426, pl. III, 53 fig. texte.

110. Le mouvement sans nerf et le mouvement nerveux des embryons de Raiidæ. *Acad. Sciences*, t. CLXXV, 16 Octobre.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 5

PREMIÈRE PARTIE. — MORPHOLOGIE.

CHAPITRE I. — **Morphologie descriptive** 21

1° *Les bourses séreuses du coude chez l'homme* 22

2° *La première circulation veineuse du Cyprin doré* (fig. 1 et 2) 22

3° *Les enveloppes protectrices de l'œuf d'Amblystoma tigrinum*. 25

4° *L'innervation des organites latéraux d'Alytes obstetricans* (fig. 3) 26

5° *Le développement des membres postérieurs chez les Anoures* (fig. 4) 27

6° *L'anatomie des embryons de Sélaciens par l'examen externe* 29

A) Le blastopore, la formation du cloaque et la naissance de la queue (fig. 5) 31

B) La limite de la tête et la division sur place des myotomes occipitaux (fig. 6) 31

C) Le pronéphros (fig. 7) 32

D) La neuromérie du cerveau et le problème de la métamérisation de la tête (fig. 8) 32

E) Les trois étapes du stade K de Balfour (fig. 9, 30 et 31) 35

7° *Les phases successives de la circulation embryonnaire chez les Amphibiens et les Téléostéens* 36

8° *Distribution géographique.* — La présence de *Discoglossus pictus* Otth. dans la région de Banyuls-sur-Mer 37

CHAPITRE II. — **Morphologie comparée** 38

1° *Le passage à travers les ganglions spinaux, de racines motrices allant aux nerfs dorsaux chez les Amphibiens* .. 38

2° *La gastrula des Sélaciens* (fig. 10) 39

3° *La voûte palatine des Salamandridæ* 42

I. L'arc denté interne de la larve n'est composé que de deux os (fig. 11) 43

II. Les Salamandridæ ne possèdent pas de palatin à l'état parfait (fig. 12) 44

III. Le rôle du vomer chez les Urodèles (fig. 13)........ 44
IV. La non-homologie du ptérygo-palatin larvaire des Urodèles et du palatin des autres Amphibiens adultes.. 47
V *Lysorophus,* ancêtre des Urodèles (Carbonifère) possède les deux palatins et un vomer de larve actuelle. 48
VI. Les changements d'aspect de l'arc ptérygo-palatin larvaire suivant l'âge........................ 48
VII. La régression de la palette dentée et de la tige ptérygo-palatine au début de la métamorphose (fig. 14).... 48
VIII. Le mode d'édification du vomer définitif (fig 15, pl. 1) 49
IX. La formation du ptérygoïde osseux définitif (fig. 16).. 51
X. La conformation des dents vomériennes pendant la migration du bord denté (fig. 15, C.) 52
XI. La disparition de l'autostylie à l'époque de la métamorphose chez le jeune animal parfait........... 52
XII. Le ptérygoïde cartilagineux de *Salamandra maculosa* Laur (fig. 17 et 18)........................ 53
XIII. L'origine des Urodèles.............................. 55
XIV. Les rapports entre la structure de la voûte palatine et les conditions de vie des Salamandridæ (fig. 19, 23 et 24).. 57
4° *Le recul impossible du bassin chez Branchiosaurus amblystomus* Credner.............................. 58
5° *Sur les principes d'une méthode pratique de sériation embryonnaire*.............................. 59

Chapitre III. — **Morphologie expérimentale**.............. 61
1° *Ethologie*.. 61
Les conditions d'élevage d'un Sélacien (*Schlliorhinus canicula* L. Gill) loin du bord de la mer............ 61
2° *Embryologie expérimentale*........................ 62
A) Effets de l'émanation du radium sur la croissance des Amphibiens.. 62
B) Effets de la température sur l'irritabilité musculaire aneurale des embryons de Sélaciens............... 62
C) Effets de l'eau de mer sur les myotomes et le cœur des embryons de Sélaciens........................ 63
3° *Pathologie expérimentale*.......................... 63
La luxation latéro-cubitale de l'auriculaire chez l'Homme.. 63
4° *Embryologie causale. Mécanique du développement*...... 64
A) *La morphogenèse en dehors du système nerveux pendant la période d'unité nerveuse fonctionnelle*....... 64
1° L'ontogenèse indépendante de l'action nerveuse. 64
2° La régénération sans nerf (fig. 20, 21)......... 66

3° La métamorphose en dehors du système nerveux (fig. 22) 69
4° Expérience type de démonstration 70
B) *Le déterminisme des phénomènes de développement* 71
1° Les facteurs de l'ontogenèse. La polarité mécanique du germe des Sélaciens 71
2° Les facteurs de la régénération 72
3° Les facteurs de la métamorphose 73
I. Vue générale 73
II. Théorie de l'asphyxie 74
III. Théorie de la maturité génitale 76
IV. Le mécanisme de formation des « spiracula complémentaires » 76
V. Une demi-métamorphose expérimentale (fig. 23 et 24) 77
4° Les facteurs de l'éclosion 81
I. Eclosion des Téléostéens par digestion de la coque 82
II. Eclosion des Amphibiens par explosion de la coque 83

DEUXIÈME PARTIE. — PHYSIOLOGIE

CHAPITRE IV. — **Vue d'ensemble des résultats** 86
1° *Physiologie de la larve* 86
2° *Physiologie de l'embryon* 86
I. Idée directrice 86
II. Tests choisis 87
III. Développement de l'Irritabilité chez les Amphibiens. 87
IV. Développement de l'irritabilité chez les Sélaciens 89
1° Phases du mouvement sans nerf et du mouvement nerveux 91
2° Caractères généraux des actes nerveux 93
3° Interprétation du mécanisme du cœur chez l'adulte 93
4° Fonctions nerveuses transitoires 94
5° Signification générale des fonctions embryonnaires 95
6° Classement des mécanismes physiologiques de l'embryon 97
7° Fonctionnements neuro-aneuraux 98
8° Individualité de l'embryon 101
9° Place des fonctionnements nouveaux dans l'embryogénie physiologique 102
10° L'invraisemblance des fonctions spéciales de l'embryon 103

Chapitre V. — **Analyse sommaire des travaux** ... 105
1° *Physiologie de la larve* ... 105
I. La place des centres nerveux de la queue chez les larves d'Urodèles et les têtards d'Anoures ... 105
II. La physiologie du nerf latéral chez les têtards d'Anoures ... 106
2° *Physiologie de l'embryon* ... 106
I. Amphibiens ... 106
1° Etude des mouvements du corps et comparaison avec ceux des autres Vertébrés inférieurs (fig. 25) ... 106
2° L'irritabilité ectodermique aneurale ... 109
3° L'établissement des fonctions nerveuses ... 112
II. Plagiostomes ... 114
A. Selachoidei, Etude d'un Scylliidé : *Scylliorhinus canicula* L. Gill ... 114
1° Les aspects des premiers mouvements du corps (fig. 26 et 27) ... 114
2° L'apparition et le mode primitif des battements du cœur (fig. 28) ... 117
3° Le mouvement sans nerf des muscles du squelette ... 118
A) Analyse d'un mouvement aneural ... 118
B) Les combinaisons du double mouvement (fig. 29 et 30) ... 120
4° L'irritabilité du muscle aneural ... 122
5° Les preuves expérimentales de l'origine exclusivement musculaire des premiers mouvements. 123
6° Les premiers effets de l'activité nerveuse sur les mouvements du corps (fig. 31 et 32) ... 125
7° L'évolution du mouvement nerveux au delà de la période de liaison neuro-musculaire ... 129
8° Une fonction nerveuse transitoire : la propagation du mouvement ondulant du corps par les cellules de Rohon-Beard ... 130
B. Batoidei. Etude des Raiidæ : *Raia punctata* Risso Le Danois, *Raia asterias* Rond. Le Danois. 132

Publications scientifiques par ordre de date ... 135

Imprimerie des *Presses Universitaires de France*, Paris. — 31.125. — 247.